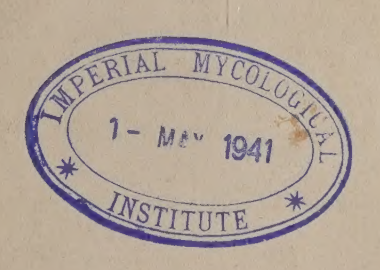
1940 № 5

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'UNION DES RÉPUBLIQUES SOVIÉTIQUES SOCIALISTES

SÉRIE BIOLOGIQUE



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА MOSCOU

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

SÉRIE BIOLOGIQUE

№ 5

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
Москва ★ 1940 ★ Moscou

Ответственный редактор акад. В. Л. Комаров

Заместители ответств. редактора: акад. И. И. Шмальгаузен,
член-корр. АН СССР Х. С. Коштоянц

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1940
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

Т. В. ЩЕПКИНА

ОПИСАНИЕ ЭНДОПАРАЗИТОВ ХЛОПКОВЫХ ВОЛОКОН

(*Представлено академиком* **В. Л. Комаровым**)

В нашей статье (1937) даны рисунки эндопаразитов хлопковых волокон, чаще других встречающихся при биологическом контроле волокна на зараженность. При последующем исследовании этих микробов почти все они были уловлены и в значительной степени изучены.

Научное и экономическое значение этих исследований, их цель и направленность, а также и методы работы[1] достаточно освещены в предыдущих статьях. Сущность последних сводится к применению влажной камеры из буферных фосфатных смесей Зеренсена, подкрашенных бром-фенол синим (из списка индикаторов Кларка).

Эта краска, окрашивая живых микробов, дает возможность при этом им развиваться, а исследователям наблюдать за их развитием. Рекомендуемые для исследования эндопаразитов методы заслуживают внимания потому, что волокно как объект в работе неудобно тем, что помимо внутренней микрофлоры оно имеет и очень богатую внешнюю микрофлору; последняя, будучи в большинстве случаев более крупной по сравнению с первой, настолько замаскировывает ее, что иногда не дает возможности ее обнаружить.

Это, повидимому, и было причиной долгого неведения о ней. Дезинфицировать же волокно с поверхности для удобства исследования эндопаразитов чрезвычайно трудно, так как обычный дезинфектор — огонь — отпадает; применяя протравители, можно убить и эндопаразитов и т. д., поэтому предложенные здесь методы, кроме описанных преимуществ, обеспечивают выход из затруднительного положения при исследовании волокна.

Разделять друг от друга грибки или отделять грибки от бактерий также трудно (как это указывает и Виноградский в своей монографии), и часто на это дело уходят годы. При помощи же предлагаемого реактива каждый организм, даже не выделяя в чистые культуры, можно настолько изучить, что его потом легко можно узнать в любой ткани или среде, даже по обрывкам. Например, наблюдая за выделенной бактерией с окрашивающим реактивом и следя за изменением ее форм, еще до выяснения ее характеристики при пересевах на различные среды уже было ясно, что имеющаяся в руках бактерия есть цитофага Гутченсона и Клейтона. Тогда же стало понятно странное сочетание в волокнах палочек с кольцами, изображенное в ранее опубликованной работе.

[1] Применяемые в работе методы опубликованы ранее, чтобы дать возможность интересующимся этим делом с ними ознакомиться и при желании воспользоваться.

В настоящее же время это изображение является лишним доказательством в характеристике бактерий, вследствие чего оно еще раз приводится в табл. 1, фиг. *8*.

Быстрому распознаванию этого организма в данном случае способствовала опубликованная работа Б. Л. Исаченко и А. М. Вакенгут и главным образом ее рисунки, характеризующие развитие организма в висячей капле, которые при сопоставлении их с наблюдаемыми формами дали возможность сразу установить, с каким организмом мы имеем дело.



Таблица 1. Развитие и изменение форм целлюлозной бактерии — цитофаги Гутченсона и Клейтона в волокнах и вне их. Фиг. *1* — начало повреждения волокна бактерией; *2*, *3* — сильное повреждение; *5* — размножение бактерий во влажной камере при помещении препарата в термостат; *4* и *8* — различные формы бактерий в волокнах; *6* — различные формы бактерий, наблюдавшиеся во влажной камере; *7* — препараты из чистой культуры

В чистой культуре этот организм, как и внутри волокна (табл. 1, фиг. *6*, *8*,), является энергичным разрушителем целлюлозы. Фильтровальную бумагу и батист, как и волокно, в аэробных условиях при температуре 25—28°С он превращал в желтую, вернее в желто-оранжевую блестящую слизь через 5—6 дней. Как указано ранее, он отмечен в семенах хлопчатника, что позволяет считать его постоянным паразитом этого растения, способным передаваться из поколения в поколение.

Изучение же физиологических особенностей его как паразита волокна, так же как и других ниже описываемых организмов, является делом будущего.

К сожалению, для мелких грибков в литературе за немногими исключениями нет таких же ясных и детальных рисунков, на основании которых можно было бы сразу узнать изучаемые организмы и воспользоваться существующими названиями. Применять названия, характеризующие окраску организма, конечно, можно, но окраски, как доказано много раз, изменчивы (одна окраска может характеризовать очень различные организмы, хотя бы nigrum) и, кроме того, окраска мало говорит о специфических деталях организма.

Пожалуй, все сходятся на том, что организмы, более или менее напоминающие грибки слишком малых размеров, относятся к Actinomycetaceae (лучистые грибки)[1].

В этом отношении многие впервые описываемые здесь организмы без колебаний могут быть отнесены к числу Actinomycetaceae, потому что толщина их мицелия, даже при окрашивании при большом увеличе-

[1] В качестве основных определителей взяты R. Lieske, M. Bergey (Берже), Н. Красильников, А. Ячевский, Крисс и др., но нами применялась главным образом система Н. Красильникова.

нии микроскопа (4 окуляр и 7 объектив), представляет собою едва заметную линию.

При дальнейшем сопоставлении классифицирующих их признаков уже встречаются разногласия, не позволяющие «привести их к одному знаменателю».

Возможно, что применяемый здесь оригинальный метод исследования, позволяющий детально рассмотреть строение организма и шаг за шагом проследить все стадии его развития и заметить некоторые детали, ускользавшие ранее от внимания исследователей, порождает различие описываемых организмов с перечисленными ранее. Но возможно и даже вероятно, что отмеченные в литературе организмы являются лишь близкими, но не тождественными с теми, о которых идет здесь речь.

Если начать, например, с организма, который по строению, размерам, медленному росту и другим признакам является близким к описанному под названием Micromonospora (ср. рис. Красильникова), то тем не менее применить к нему это название никак нельзя. Дело в том, что у данного организма отсутствуют конидиеносцы с одной конидией, как у Micromonospor'ы, а на спорангиеносце имеется спорангий со спорами. Число последних в спорангии в разных случаях колеблется от четырех до двадцати[1].

Присутствие эндоспор у актиномицетов до сих пор не зарегистрировано в литературе, так что эта деталь развития, возможно, обязана новому методу исследования или неизвестности до сих пор этого организма.

Размер у этого грибка очень изменчив, в зависимости от условий питания и температуры, и до некоторой степени изменяется и его габитус. Колебания в размере наблюдались очень значительные: в отношении 1 : 10 — 15. (Красильников не допускает таких колебаний, но Крисс их наблюдал на своих организмах). Например, при развитии грибка в семенах с подкормкой фосфорной кислотой при повышенной температуре, 35 — 40° C, получается размер мицелия в поперечнике близкий к 1,0 — 1,2 μ, тогда как у второго или третьего его поколения, развившегося под покровным стеклом препарата, особенно при низкой температуре, мицелий имеет вид тончайшей едва заметной линии, причем в последнем случае спорангии сближаются в гроздевидные кисти. Структура мицелия также меняется от условий: иногда он представляет собою тонкую гладкую линию, иногда «бисерную цепочку». Картина будет далеко не одинаковой, если наблюдать за этим грибком в волокнах со склада или взятых с живого растения и положенных в термостат в чашках Петри.

На табл. 2 отмечены все наблюдаемые стадии и формы развития этого грибка в волокнах, тканях хлопчатника, семенах и свободно вне их.

На этих же рисунках отмечены картины деформированного мицелия как конечная стадия развития. Эти образования получаются от расширения мицелия в шарообразные формы, которые обычно называют хламидоспорами (у Красильникова то же).

За отсутствием в литературе более подходящего названия для данного случая за этими вздутиями так и останется название хламидоспоры, хотя внутри их имеются тельца, тождественные по виду спорам[2]. После освобождения от указанных телец эти вздутия остаются пустыми.

---

[1] Был встречен еще один близкий к этому организм, у которого строение совершенно тождественно изображенному у Красильникова на ф. 93, как Micromonospora globosa, но и там были спороносцы с несколькими спорами.

При дальнейших исследованиях паразитов волокон, в 1939 г. был встречен организм, который был вполне аналогичен Micromonospora.

[2] Логичнее было бы назвать эти образования также спорангиями, но так как в настоящее время нет данных для ручательства за их прорастание, как и за прорастание высыпающихся из мицелия вообще таких же телец, то предпочтительнее воздержаться от новых названий.

Затем, чаще при неблагоприятных условиях, и по всей или по большей части мицелия наблюдается высыпание аналогичных спорам телец. Тогда мицелий напоминает телеграфную проволоку, покрытую

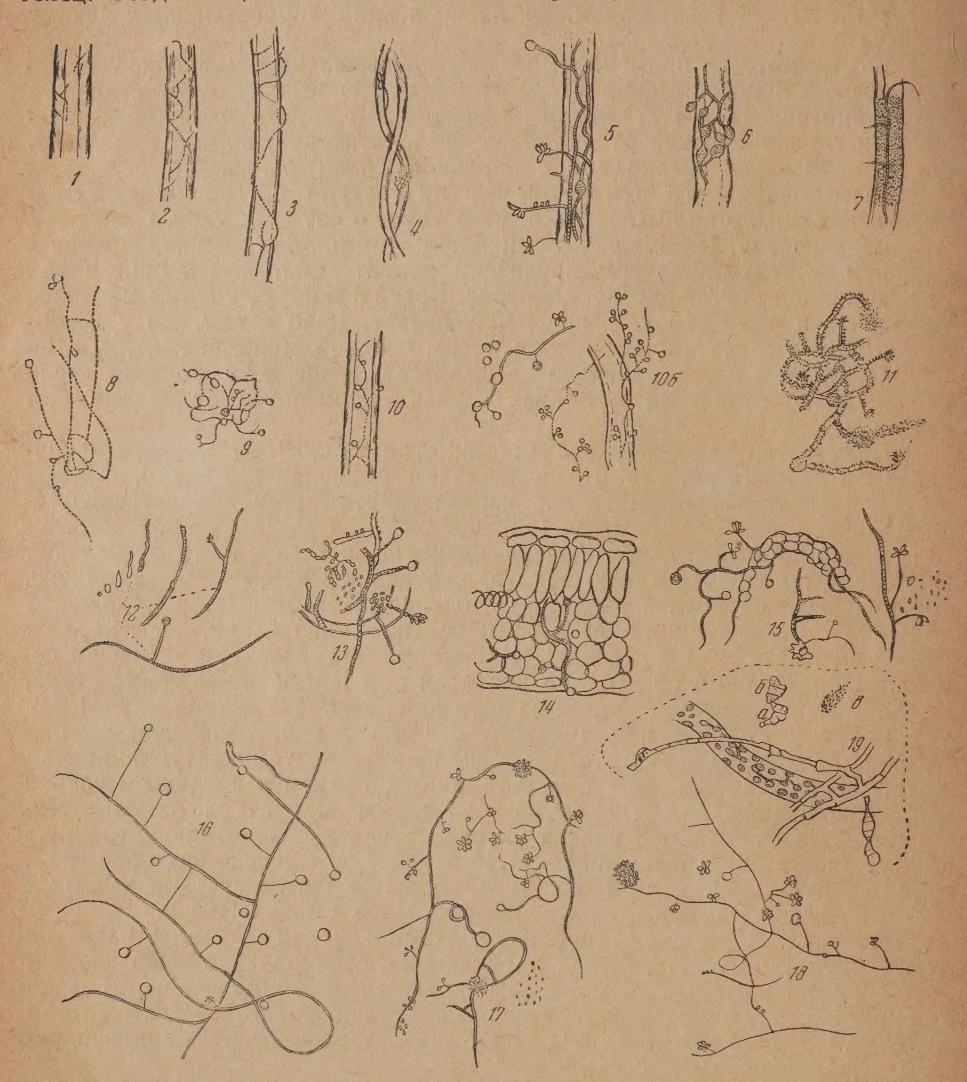


Таблица 2. Развитие грибка Micropolispora cellulosisolvens при различных условиях. Фиг. *1—7*—развитие грибка в волокнах, взятых из закрытых коробочек и помещенных в чашки Петри; *6* — образование хламидоспор; *7* — волокно со спорами; *8—9* — развитие грибка в препарате вне волокон; *10* — типичная форма грибка в волокнах со склада; *10б* — дальнейшее развитие грибка в препарате; *11* — высыпание телец из мицелия; *12* — прорастание спор; *13* — развитие грибка в семядолях семени при подкормке фосфорной кислотой; *14* — развитие грибка в тканях листа; *15* — развитие грибка в тканях цветоножки; *16* — молодой грибок, развившийся в препарате; *17* и *18* — вырождающийся грибок в препарате при низкой температуре; *19* — присутствие Alternaria сверху волокна; *а, б, в* — примеры паразитизма

инеем. (Аналогичная картина, изображающая отложение гидрата окиси железа, приведена у Красильникова.) За этим моментом часто сразу же наступает распадение мицелия. При опустошении мицелия и при более

крупном строении грибка наблюдаются довольно редкие перегородки, но за общее правило этот признак не считается.

Особенно удачно можно проследить за развитием грибка и всеми стадиями образования форм, если взять волокно, как указано выше, из закрытых коробочек в чашки Петри и наблюдать за постепенным развитием и ростом грибка. При таких условиях размер грибка увеличен и поэтому имеется возможность детально рассмотреть строение.

Споры у этого грибка имеют вид коротких закругленных палочек и подобно спорам других грибков перед прорастанием набухают. Прорастают они с одной или с двух сторон, образуя очень тоненькие нити. Затем эта нить утолщается, а спора в свою очередь как бы рассасывается, и грани между ними стираются. Скоро на молодых нитях начинают образовываться спорангии на тонких длинных, редко сидящих ножках-спорангиеносцах, расположенных со всех сторон мицелия, следовательно, находящихся в разных плоскостях, отчего эти спорангии иногда кажутся отдельными шариками. Действительную картину можно установить только при помощи микрометрического винта.

При своем развитии в волокне этот грибок как бы внедряется в целлюлозную стенку, постепенно растворяя ее и превращая в желтую слизь[1].

Следовательно, этого паразита волокна необходимо отнести к целлюлозоразрушающим, так как, понижая ценность волокна вначале, со временем он может совершенно его уничтожить.

Строение плодовых тел с присутствием эндоспор у этого грибка как бы исключает его из Actinomycetaceae, но его величина и указанные признаки не позволяют искать ему места среди высших грибов, тем более, что в соответствующей литературе часто встречаются оговорки о том, что мелкие грибки и подобные им организмы еще далеко не изучены в отношении их строения и развития, и многие представители этого порядка организмов еще не известны. Общий вид строения данного организма почти тождественен с так называемым Micromonospora, но различие в строении плодовых тел не дает возможности присвоить и ему то же название, вследствие чего можно изменить типичную особенность, сохраняя общность названия, т. е. назвать его Micropolispora, прибавляя cellulosisolvens (растворяющий клетчатку). Это название подчеркнет его биологическое свойство и отношение его к волокну хлопка.

Постоянное наличие этого организма в волокнах Американского сорта 2034 (Ташкент), т. е. во всех группах или вариантах опыта 1937 г., в пробах из закрытых коробочек 1938 г. не только со здоровых, как указывалось, но и с больных растений, обнаружение его в тканях растения и семенах хлопчатника позволяет считать его постоянным паразитом указанного сорта 2034[2].

Относительно инфекции этого организма в других сортах хлопчатника говорить не приходится до выяснения этого вопроса.

Переходя к описанию типичных особенностей других организмов, встреченных как паразиты или разрушители волокна вообще, следует напомнить, что все они исследовались при тех же условиях и методических приемах, как и предыдущий; какие-либо особенности в работе, если встретятся, будут указаны в соответствующих местах.

Строение грибка долго не поддавалось выяснению, так как он, то внедряясь в волокно, то опутывая его сверху, не дает возможности

---

[1] В дальнейшем было установлено, что при высокой температуре, 36—40°С (температура лаборатории в Ташкенте), этот организм способен образовать белый воздушный мицелий бисерного строения совершенно такой, как при развитии его в волокне, взятом из закрытой коробочки.

[2] Исследования в 1939 г. волокна, выращенного в разных местах, и тканей растения подтвердили сказанное. Этот грибок гнездится, главным образом, в сердцевине и первичных сосудах стебля и ветвей.

выяснить детали, да и в конечном итоге форма строения не является такой отчетливой, как образец, к которому приходится его отнести.

Мицелий этого грибка иногда имеет лентовидную форму с редкой мелкой зернистостью; иногда эти ленты собраны кустом, иногда округлая одиночная нить его тянется на большое расстояние, и, имея в диаметре 0,2—0,3 μ и находясь в стенках волокон, она с трудом бывает заметна в виде зеленовато-голубоватой линии (под влиянием окраски), и только выбрасываемые на поверхность волокна плодовые тела[1] позволяют легче заметить его присутствие. Последние в зависимости от стадии зрелости изменяют и форму, но типично для них то, что они не сидят, как чаще всего бывает, на ножке, а как бы привязаны к нити мицелия.

Возникая блестящей точкой, затем похожей на кристалл, в конце концов они становятся зернистыми и распадаются в сплошную серую массу, как схематично изображено на табл. 3.

В результате наблюдений выяснилось, что этот грибок имеет мутовчатое ветвление, подобное изображенному у Красильникова грибку Actinomyces verticellatus Kriss (фиг. 20), но с той лишь разницей, что в данном случае мутовки являются вегетативными ветками, а плодовые тела имеют форму спорангиев.

Обвиваясь вокруг волокна (что для данного организма также типично), он образует поперечные кольца, в случае же мутовки — целые «муфты». Внедряясь в стенку волокна, он расщепляет ее (аналогичный рисунок приведен Gulati), особенно мутовка. В последнем случае стенка расщепляется на мельчайшие отдельности, увеличивая при этом диаметр волокна. В таких местах, как и в местах поперечных завитков, волокно дает трещины, а затем переломы и распадается на куски.

Принимая во внимание рисунки Gulati, можно предположить, что этот организм специфичен относительно хозяина, и, надо думать, пришел к нам с востока, потому что описанный организм является постоянным паразитом одного из ташкентских сортов Упланд 36-M_2.

Форма плодоношения у этого грибка подобна предыдущему, т. е. характеризуется наличием спорангия с эндоспорами. Последние так малы, что лопнувший спорангий представляет собою серую расплывчатую массу, и, только набухая перед прорастанием, споры выявляют свою форму шариков или, как говорят бактериологи, форму кокков.

Иногда у этого организма наблюдалась картина, похожая на вегетативное размножение, но пока точно это явление не установлено.

В чистой культуре грибок срастается с поверхностью субстрата, окрашивая его в черный цвет.

Поперечных перегородок мицелия не замечено. Ширина мутовчатых веток иногда достигает 0,8 μ.

По аналогии строения плодовых тел с предыдущим организмом его также лучше назвать Micropolispora с прибавлением disjungens — расщепляющий, так как он в процессе своей жизнедеятельности расщепляет волокно.

Громадный вред в хлопковой промышленности от этого организма, думается, понятен каждому.

Его способность плотно обвиваться[2] вокруг волокна и внедряться внутрь в стенку говорит об его возможности растворять воскообразную наружную оболочку, что увеличивает его вред по отношению к волокну, и на складах он явится более опасным, чем, например, предыдущий организм.

Приступая к описанию последующего организма, нужно указать, что по своему строению этот грибок вполне можно было бы отнести

---

[1] У встреченных паразитов волокна плодовые тела чаще всего выбрасываются наружу — на поверхность волокна и по размерам слишком крупны по сравнению с толщиной мицелия.

[2] Иногда некоторые грибки обвивают волокно так же, но не присасываются к нему, как кускута или лианы, как, например, в данном случае, а делают петли на расстоянии.

к отряду несовершенных грибов, так как, несмотря на его малый размер (старые нити иногда достигают в поперечнике 1,0 μ, конидии до 0,4—0,6 μ), у него имеются ясные перегородки. Содержимое клеток мелкозернистое, причем размер и, видимо, природа зернышек различная, так как одни



Таблица 3. Развитие грибка Micropolispora disjungens при различных условиях. Фиг. *1—7* — постепенное развитие грибка в волокнах из закрытых коробочек, помещенных в чашки Петри (*1а* и *1б* — «муфты» на волокнах); *3, 4* — образование плодовых тел; *2, 5, 6* — развитие грибка вне волокна; *7* — расщепление волокна грибком вдоль и поперечные переломы волокна; *8, 11* — грибок, развившийся в тканях листа и за его пределами в препарате; *9* — грибок в тканях цветоножки; *10* — грибок вне тканей в препарате; *12* — схематическое развитие плодовых тел и прорастание спор

окрашены, другие прозрачны, как вакуоли; одни крупные, другие едва заметные, некоторые сильно преломляют свет[1]. Конидиеносцы одиночные или ветвящиеся, концы слегка утолщены. Стеригмы удлиненные, заостренные на концах, плотно прилегающие друг к другу и в общей сложности

[1] Конечно, эти детали видны только при окраске реактивом. Может быть эти организмы, становясь паразитами волокон, постепенно уменьшались в размерах, а при иных условиях могут увеличиться.

имеют яйцевидную форму. Конидии круглые образуют длинные цепочки; в совокупности вся кисть имеет яйцевидное очертание. Конидии, как и вся колония, в естественном состоянии имеют зеленовато-темную окраску.

При созревании конидии распадаются по одиночке, но чаще кучками, напоминая в миниатюре икру лягушек. Перед прорастанием конидий освобождается от темного налета. Прорастают конидии обычным выпячиванием стенки. Молодая нить скоро становится зернистой. При ветвлении образуются анастомозы, как у Actinomyces.

Характерным признаком является выпадение зернышек из мицелия, вследствие чего он становится похожим на покрытую инеем проволоку. Вслед за этим, а иногда и одновременно распадается и мицелий на бесчисленные и бесформенные кусочки, и на его месте остается масса разнообразной формы отдельностей (табл. 4, фиг. 12,*б*).

Через некоторое время эта масса начинает прорастать, давая мицелий уже иного строения, что долго не давало возможности установить тождество организма.

Моменты распада мицелия — явление частое, но проследить их на глазах нелегко, как и новое образование мицелия. В большинстве случаев видишь какую-то кучку самой разнообразной формы телец, а потом уже образовавшийся мицелий.

Оказывается, самые крошечные крупинки из распавшейся массы начинают увеличиваться. Затем у них появляется снаружи ободок, который как бы начинает расти быстрее, чем содержимое, и в результате картина напоминает плазмолизированную клетку. Потом эта клетка, образуя выпячивание, прорастает с одной или с двух сторон. Выпячивающийся пузырек скоро становится равным материнскому, и они продолжают увеличиваться. Потом образуются новые клетки и ветви.

Для этой стадии грибка является типичным присутствие круглых клеток большею частью в середине мицелия, по форме напоминающих бусы; чем дальше от середины, тем длиннее и уже клетки, постепенно переходя в четырехугольные с зернистым содержимым (напоминает стадию перед распадением у Proactinomyces).

Не всегда на этой нити образуются конидии, но распадаться она может снова и снова прорастать. При анализах волокна последняя стадия встречается чаще, и, поселяясь в волокне, этот грибок, повидимому, использует и целлюлозную стенку и содержимое канала.

Строением и особенно плодовыми тельцами грибок очень похож на грибок, описанный Ячевским[1] как Citromices Pfefferianus Wehmer с указанием, что он является переходным организмом между Aspergillus и Penicillium.

По своему размеру, присутствию анастомоз, распадению мицелия и вновь прорастанию его и другим вышеуказанным признакам, этот грибок нельзя не отнести к семейству Actinomyces, тем более, что среди них отмечены плесневидные формы. За сходство по своему габитусу с организмом Ячевского дополнительно можно прибавить citromicelloides.

Подробно изучен этот организм на Ташкентских сортах 36-M_2 и 85-82 (табл. 4, фиг. 7—12).

Следующий грибок, о котором пойдет речь, изучен на сорте Упланда 85-17 Ташкентской центральной селекционной станции, но его присутствие много раз было установлено и в других сортах хлопчатника не только Ташкента, но и АзНИХИ.

Этот организм имеет более крупные размеры (старая нить мицелия достигала 0,8—1,2 μ, конидий 0,5—0,6 μ) и ясное строение.

Главная — центральная — нить мицелия иногда кажется трехгранной[2]. Это происходит оттого, что внутренняя сторона стенки имеет утолще-

---

[1] Ячевский, Определитель грибов, т. II,

[2] Эту структуру передать точно на рисунках затруднительно, а потому следует больше придерживаться текста.

ния, из которых образуются овально вытянутые, косо расположенные фигуры. От этих утолщений отходят поперечные отроги, образуя несмыкающиеся (не доходящие до середины) перегородки. Следовательно, в действительности содержимое мицелия представляет собою нераздельное целое.

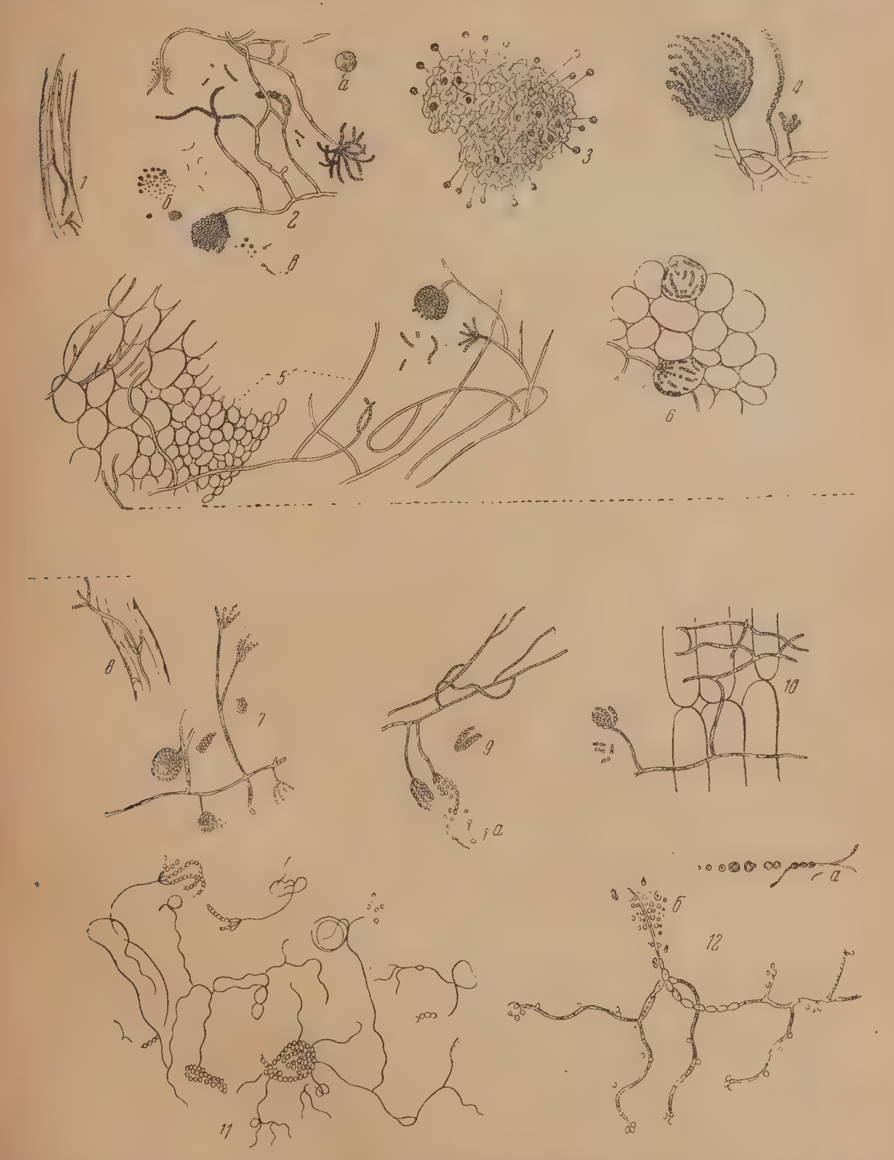


Таблица 4. Фиг. *1—6* — развитие грибка Actinomyces penicelloides: *1* — грибок в волокне; *2* — развитие его вне волокна в препарате (*а* — сильно увеличенная конидия, *в* — прорастание конидий; *б* — распадение и прорастание конидий); *3* — колония из зародыша семян при подкормке фосфорной кислотой; *4* — сильно увеличенная деталь; *5—6* — развитие грибка в тканях ветки хлопчатника и за их пределами в препарате. Фиг. *7—12* — развитие грибка Actinomyces citromycelloides: *7—9* — развитие грибка в волокне и вне его в препарате (*а* — прорастание конидий); *10* — грибок в тканях цветоножки; *11* — образование колонии в препарате; *12* — другая стадия грибка (*б* — распадение ее мицелия и *а* — новое прорастание)

В молодом возрасте мицелий бывает гладкий, круглый и без каких-либо намеков на перегородки.

Образование плодовых тел начинается вздутием конца ветки в прозрачный светлый пузырек. Затем число пузырьков постепенно увеличивается до 5 и начинает образовываться второй и третий ряд таких же пузырьков, образуя пятилучевой «цветок» из цепочковидных светлых конидий. Со временем число конидий в цепочке увеличивается по крайней мере до 20. Белый цвет сначала переходит в золотистый, затем в бурый и, наконец, в черный. Поверхность их утолщается и становится бугорчатой[1]. При созревании плодовые тела становятся значительной величины, цепочки между собой переплетаются в круглый клубок.

При распадении плодовые тела не рассыпаются на отдельные конидии, но, будучи плотно сросшимися, они чаще распадаются на цепочки разной длины. Указанный признак необходимо считать характерным для данного организма. Перед прорастанием плотная наружная оболочка конидий растворяется и они становятся прозрачными, слегка набухают и прорастают большей частью с одной стороны[2]. Молодые нити грибка прозрачно белые, но, постепенно темнея, впоследствии становятся бурыми. При окрашивании фиксированного препарата этот грибок дает картину, очень сходную с рисунками, приведенными в своей работе Николаевой (1914), где она описывает организм под названием актиномицета, выделенного Омелянским из хобота мамонта.

Некоторое сходство данного организма можно установить с организмом, описанным Galloway (1933), особенно если сравнивать строение конидий, распадение их на цепочки и то, что его организм выделен из хлопковых ниток, пролежавших год в закрытой банке. Эти нитки были заражены грибками Botritis. При анализе через год оказалось, что Botritis утерял жизнеспособность и уже не прорастал, а развился другой вышеуказанный грибок. Galloway предполагает, что проросший грибок попал из воздуха, тогда как вернее предположить, что он был в волокне этих ниток, потому что паразиты волокон отличаются живучестью. При данных исследованиях были случаи, когда паразиты волокна, лежавшего два года в лабораторных условиях, вновь развивались.

Galloway, сравнивая выделенный им организм с уже известными организмами Rivolta u. Höhnel, находит, что он им не тождествен и считает его новым, оставляя его, однако, без названия.

Против описываемого здесь он крупнее, имеет 7 стеригм[3], ясные перегородки и другие несовпадения.

Панасенко (1936), описывая грибки из Penicillius'ов, паразитирующие на хлопчатнике, также для одного дает характеристику, близкую к данному организму. Да и по прилагаемым рисункам видна его близость к Penicillium. Однако по размеру, распаду мицелия, присутствию анастомоз, по сходству с организмом Николаевой и т. д. его необходимо отнести к Actinomyces с добавлением penicilloides.

Бывали случаи, когда у данного организма наблюдалось распадение не только мицелия, но и конидий на мелкие отдельности, которые постепенно превращались в изогнутые палочки (vibrio фиг. 2, *б*), а затем в мицелий, но на это необходимо смотреть, как на редкие случаи, вызываемые неблагоприятными условиями. Обычно же перед прорастанием толстая оболочка конидий как бы растворяется, и они становятся светлыми, похожими на конидии предыдущего грибка и прорастают через выпячивание стенки (табл. 4, фиг. 2, *в*).

В хлопчатнике он встречен как паразит семян, тканей листа, обна-

---

[1] См. табл. 4, фиг. 2, *а*.
[2] См. табл. 4, фиг. 2, *в*.
[3] Однако то, что он считает стеригмами, очень напоминает молодые конидии.

ружен на линтере[1] и в волокне. Часто встречался в закрытых коробочках исследуемых сортов. Чистая колония его имеет сначала белый, потом бурый, затем уже черный цвет. Однако, несмотря на все замеченные у него признаки, он еще в данное время не считается окончательно изученным[2]. (На табл. 4 к нему относятся фиг. с 1 по 6.)

Микробы, о которых шла речь, кроме последнего, принадлежали к паразитам, изученным на среднеазиатских сортах хлопчатника. Переходя к закавказским, необходимо повторить, что они изучены еще меньше, тем не менее замечено, что там микрофлора иная, чем в Средней Азии.

Одним из замеченных сразу и прослеженных еще в 1936 г. был грибок, описанный еще в предыдущем сообщении как паразит всех наземных тканей хлопчатника, зарегистрированного в качестве болеющего вирусом.

В 1937 г. по просьбе С. Н. Московца было просмотрено 2—3 дикорастущих растения в АзНИХИ, также больных вирусом, и в тканях их листьев был обнаружен морфологически тот же организм. По вышеуказанной причине[3] более подробных исследований в Закавказье не было произведено вообще и в частности в отношении этого организма.

Указанный грибок имеет тончайшую структуру из всех до сих пор встреченных. Его мицелий в виде «бисерной цепочки» или нити можно обнаружить только при достаточной окраске его. Плодовые тела его из блестящей точки при созревании оказываются довольно крупными, особенно по сравнению с мицелием, и имеют форму малины. По строению это спорангий (в некоторых случаях по длинной оси достигает 0,8 μ). Чаще растрескивается вдоль, напоминая при этом распластанные крылья крошечной бабочки. Споры круглые, прозрачные, ясно видны. Прорастая образуют действительно лучистый грибок. В волокне он спирально вьется по стенке то с одной, то с другой его стороны. Плодовые тела выбрасываются наружу, а при наличии его в листьях часто выносятся на поверхность листа, что дает возможность спорам переноситься ветром или, вернее, насекомыми на другие растения.

Как уже указано в предыдущей работе, этот грибок в большом количестве зарегистрирован в волокне, полученном из Америки под маркой Мувэ, что дает право вывести заключение о завозе его к нам вместе с волокном.

Колония этого грибка на фильтровальной бумаге имела вид темнозеленых концентрических кругов 5—7 мм в диаметре.

Беря в основу систематических признаков строение плодовых тел, этот грибок также с л е д у е т н а з в а т ь Micropolispora, по характеру повреждения волокна spiralis, так как по этому признаку его легко отличить от других паразитов. Крепость волокон, конечно, зависит от степени их повреждения, но в среднем по приведенным уже вычислениям она с 34 снижалась до 19. Во избежание повторений, вновь рисунки не приводятся, так как интересующиеся могут с ними ознакомиться по предыдущей работе, где на рисунках отмечались организмы, чаще других встреченные при биологическом контроле волокна различных проб. К таким принадлежит и организм, отмеченный в волокнах в виде цепочки простой или ветвистой. При дальнейшей работе указанный организм долго не попадал в руки и был обнаружен неожиданно и при необычных условиях.

Нужно заметить, что эта работа осложняется более крупными грибками, встречаемыми большей частью в качестве внешней микрофлоры,

[1] Остающийся на хлопковых семенах пушок из мелких волоконец называется линтером.

[2] Последующие исследования подтвердили описанное и установили его паразитизм в волокнах закрытых еще коробочек гузы (Ташкент).

[3] Дальность расстояния и трудоемкость работы не дают возможности одновременно изучить микрофлору, паразитирующую в волокнах хлопчатника Средней Азии и Закавказья.

изучать которые хотя и не входило в задачу работы, но по многим обстоятельствам игнорировать их также не приходится. Одним из таких организмов является Alternaria[1]. Распространением на хлопковом волокне Alternaria может конкурировать разве только с плесневидными грибками. Этот грибок встречается очень часто в тканях коробочек и еще чаще в волокне или на волокне, не исключая и закрытых коробочек. По указанной причине его необходимо было изучить детально[2].

В его развитии было замечено странное явление: увеличение в объеме отдельных клеток, чаще конечных, более молодых. Последние нередко отпадали, сильнее набухали и распадались, освобождая овально-плоские тельца. Эти тельца потом прорастали в тонкие нити, что вначале, предполагалось как обнаружение нового способа размножения у этого организма посредством особых спор. Затем стали попадаться конидии этого грибка, из которых также высыпались те же «споры» или оставалась кучка их на месте конидии, а последняя исчезала. Иногда она разрывалась на части от содержимого, а бывали редкие случаи, когда она лопнув начинала прорастать (правда, скоро ее развитие приостанавливалось) и освободившиеся из нее тельца также прорастали.

Эти наблюдения сильнее приковали внимание и немало поглотили времени до тех пор, пока уже стало несомненным, что дело идет о паразитизме организмов. Один из них — Alternaria является хозяином, а более мелкий его паразитом, так как на проросших нитях из овальных телец стали снова появляться такие же тельца на концах веток, причем они отпадали в виде прямых, а затем и ветвистых цепочек. Форма цепочек напомнила отмеченные ранее в волокнах такие же цепочки и заставила детальнее проследить их образование, как уже интересующие в данном случае организмы.

Прорастают эти тельца чаще с двух сторон, затем начинают ветвиться. Иногда молодые ветки бывают значительно толще первичных и достигают 0,4—0,6 μ, тогда как первичные обычно бывают 0,2—0,3 μ. Молодые ветки (не всегда только толстые) затем становятся «гофрированными» с волнистыми контурами (см. фигуры). Извилины все больше и больше углубляются, пока, наконец, не превратятся в цепочку спаянных между собой остро-овальных телец. Затем цепочки разрываются на куски различной длины до одиночных телец. Чем старше колония, тем больше становится цепочек и меньше нитей, пока, наконец, она вся не превратится в цепочки или не рассыплется на отдельные тельца, число которых затем также увеличивается делением.

Поверхность колонии в это время становится шероховато-порошковидной, кремового цвета и как бы внедряется в бумагу, батист и другой субстрат. При отвивке их на волокне, они не только заполняют собою его полость, но обвивают его снаружи цепочками, отчего волокна, как иногда волосы, «становятся дыбом», что без микроскопа можно принять за пышный воздушный мицелий.

Восковая оболочка для них, повидимому, остается недоступной[3], так как она долго сохраняется, и волокно представляет собою мешок, наполненный цепочковидными организмами. И часто сплошь покрытое сверху цепочками волокно внутри остается цельным и не содержащим этих цепочек; повидимому, на складах они попадают в волокна через какое-либо отверстие. Эти наблюдения заставляют думать, что данный

[1] Микологи в последнее время все грибки, имеющие конидии в форме кубышки и способные образовывать из них цепочки, называют Alternaria (см. работу Wiltshire), тогда как Ячевский подобный грибок с овальными клетками мицелия называет Macrosporium.

[2] Встречая довольно крупные организмы внутри волокон, необходимо было проследить, кому они принадлежат и каким путем туда попадают: проникают ли через естественные (основание волокна) или искусственные (трещины в волокнах) отверстия, или являются паразитами.

[3] Считаю, что и относительно этого организма осталось еще кое-что недосмотренным.

организм является паразитом хлопчатника и проникает в волокно на корню или при его повреждении, но неоспоримых наблюдений, подтверждающих это мнение, пока еще не имеется, особенно потому, что описываемый организм является одним из недосмотренных организмов Закавказья. Из интересных свойств этого организма является то, что в процессе его жизнедеятельности, повидимому, энергично выделяется какой-то (?) газ, который возле веток цепочек часто скопляется в пузырьки, иногда довольно значительной величины и в значительном количестве. Вероятно, от этого газа особенно сильно и набухали занятые ими клетки Alternaria. Особенной величины достигали эти вздутия, когда это касалось средних, более старых и, вероятно, более толстостенных клеток. Оболочка приютившего их хозяина оказывалась так крепка и к тому же эластична, что в некоторых случаях она растягивалась в «подушку» и даже сама не всегда разрывалась.

Это свойство организма при культивировании его в чашках Петри сказывалось тем, что образующиеся цепочки оказывались не только на постоянном кусочке батиста или бумаги, но и на удаленных от него кусочках. Видимо, скопляющийся в пузырьке газ, освобождаясь затем и разрывая пузырек, отбрасывал и зародыши организма в разные стороны. Кроме того, данный организм вообще значительно быстрее развивался[1] и, заполнив участок, где был посеян, занимал следующий. Эти два обстоятельства не позволяют культивировать его вместе с другими организмами в одной чашке, что следует иметь в виду при работе.

Прекрасное развитие в самостоятельной колонии этого организма, как и отдельное существование Alternaria, не дают возможности предполагать, что явление паразитизма в их жизни является делом необходимым.

Из известной мне литературы аналогичное явление паразитизма среди микроорганизмов описано С. А. Ковровцевой (1937), где хозяином являлись дрожжи, а паразитами — бактерии и съедали их так, что от хозяина оставались лишь маленькие обрывки, как и в данном случае от занятой клетки.

Сожительство этих организмов заставляет пересмотреть имеющиеся в литературе указания о разрушении хлопкового волокна грибком Alternaria (Московец, 1936; Панасенко, 1936 и др.). Панасенко в своем сообщении к тому же приводит и вид Alternaria Nees, именно тот, из которого и был выделен паразит, т. е. он указывает Alternaria, имеющий угловатый (действительно, очень типичный) мицелий.

К тому же наблюдения Панасенко, как и данные указания, касаются Северного Кавказа. Как Alternaria, так, конечно, и ее паразит выделены из опытного волокна Американского сорта 114.

В микологической литературе Alternaria известна как сапрофит, но, повидимому, и здесь она не будет являться исключением. Замеченное же уничтожение волокна придется отнести за счет живущего в ней или занесенного ею организма, потому что из всех многочисленных наблюдений за Alternaria только несколько редких случаев отмечают ее присутствие внутри волокон и то лишь в обрывках последнего. Следовательно, до выяснения вопроса считать ее непосредственным истребителем хлопкового волокна нет оснований, но как проводник опасных для волокна организмов Alternaria должна быть изгнана из хлопчатника, где она чувствует себя, как дома.

Повидимому, внутри Alternaria паразитируют и другие организмы. В редких случаях аналогичное явление наблюдалось и за грибком, названным Micropolispora cellulosisolvens в тех случаях, где встречались эти два организма вместе. Конидии Alternaria тогда оказывались тоже заполненными вышеуказанным грибком и им уничтожались так, что на их месте

[1] Особенно хорошо он развивался на целлофане, что было испытано по совету А. М. Вакенгут.

оставались только споры паразита. Одновременно было видно, что внутри волокна находился паразит, а Alternaria обвивала волокно лишь снаружи. Указанная картина приведена на табл. 2, фиг. 19, *а*, *б*, *в* — различные стадии разрушения конидии.

Возвращаясь к цепочковидному организму, вкратце его можно характеризовать следующими признаками: прорастающая клетка или, по Красильникову, oidiospora (оидиоспора) прорастает в типичный мицелий. Потом мицелий сначала на концах веток, а затем и весь распадается на цепочки и отдельные клетки формы льняного семени, предварительно образуя у мест распада перетяжки, сначала едва заметные, а затем смыкающиеся. Образующиеся таким образом клетки способны увеличиваться в числе через дальнейшее деление. На фильтровальной бумаге, батисте и целлофане их колонии имеют порошковидную поверхность. Указанные признаки позволяют назвать данный организм Proactinomyces.

За его типичную цепочковидную форму в чистой культуре и встречаемую в волокнах следует добавить еще catenulatus (цепочковидный). Таким образом этот организм будет известен как Proactinomyces catenulatus.

Развитие этих организмов со всеми типичными моментами и стадиями развития в волокнах и свободно изображено на табл. 5.

Из крупных грибков, встреченных среди микрофлоры волокна, следует еще остановиться на организме, называемом Helminthosporium sativum (как его определяет Панасенко, 1936), так как он часто встречается среди микрофлоры волокна.

В его развитии был замечен один момент, на который в литературе указаний не имеется: конидии Helminthosporium перед прорастанием выделяют из себя несколько круглых телец, по величине близких к конидиям Penicillium glaucum, только с несколько более плотной оболочкой.

Спустя некоторое время эти тельца прорастают, образуют один или два ростка и начинают ветвиться.

Плодоношения у этой стадии развития грибка не установлено, как и то, есть ли это действительно одна из стадий грибка, или опять явление паразитизма.

Это явление интересно потому, что организм, развивающийся из круглых телец, часто встречается в качестве паразита волокна. Он часто заполняет собою полость волокна и, выходя из него, обвивает его сверху и снова внедряется в волокно, как указано на табл. 6, фиг. 7—10.

Нападает ли он еще на живое волокно в коробочке или уже на складах при хранении, пока также не установлено. Однако скорее можно допустить, что более крупные организмы, как уже говорилось, попадают на волокно и затем в волокно, когда оно дозревает в лопнувших коробочках. Благодаря ночным росам в осенний период или даже дождям, в волокне поддерживается достаточная для развития микроорганизмов влажность. Последние своим присутствием ухудшают и без того невысокое качество недозрелого волокна. Это соображение основывается на многократных анализах волокна III и IV сорта. У практиков установилось мнение, что низкосортность волокна обусловливается исключительно его недозрелостью, тогда как в большой степени это зависит от его зараженности бесчисленными грибками и бактериями. Один из таких крупных грибков, близкий к Penicillium, или один из его видов[1] по отношению к волокну является самым грозным разрушителем из всех, до сих пор встреченных. Его мицелий и даже конидии в момент прорастания быстро растворяют защитную восковую оболочку, делая ее сетчатой, а затем и целлюлозную стенку, так что от волокна скоро остается одно

---

[1] Замечены бесчисленные случаи и виды повреждения волокон, являющиеся один интереснее других, и исчерпать весь этот обильный материал, конечно, необходимо, при увеличении времени и рабочих рук.

воспоминание: процесс идет быстро, благодаря значительной величине организма.

Все эти «недосмотренные» организмы стоят на очереди, как и многие еще совсем неисследованные. Например, выделенный организм из Закавказского хлопка № 915 имеет спиральный вид, подобный Act. griseus, Act. coelicolor, изображенному на фиг. 22 труда Красильникова.



Таблица 5. Фиг. *1—10* — развитие грибка Proactinomyces catenulatus: *1—2* — типичный вид грибка в волокнах со склада; *3* — прорастание оидиоспор; *4—5* — дальнейшее развитие мицелия; *6* — образование цепочек; *7* — распадение цепочек и образование газовых пузырьков; *8* — развитие грибка при заражении им волокон; *9—10* — распадение и размножение цепочек. Фиг. *11—16* — картина паразитизма в грибке Alternaria; *11* — присутствие в волокне Alternaria и ее паразита; *12* — присутствие Alternaria в обрывках волокна; *13* — вздутие отдельных клеток у Alternaria от присутствия паразита (*а* — небольшие вздутия; *б* — «подушка»; *в* и *г* — выпадение паразита из клеток); *14* — паразит высыпается из мицелия Alternaria; *16, б, в*—паразиты в конидиях, *а* — прорастание оидиоспор паразита; *15* — развитие Alternaria и образование у нее конидий

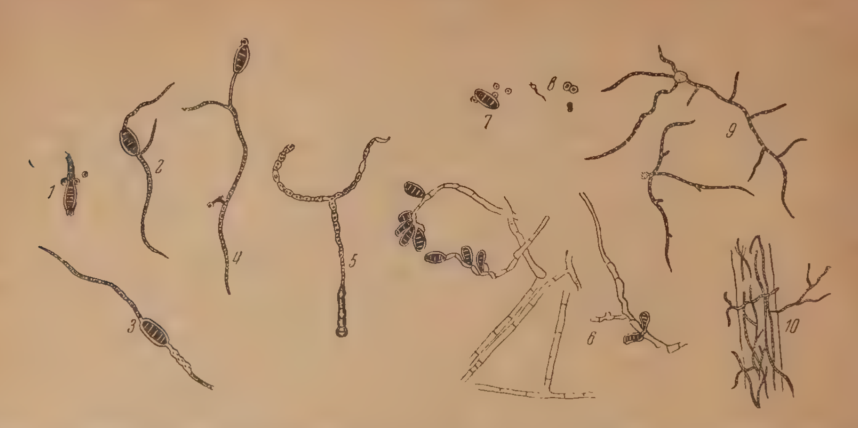


Таблица 6. Развитие Helminthosporium sativum. Фиг. *1*, *7* — выделение из конидии при прорастании круглых телец; *2*, *3* — прорастание конидий; *4—6* — развитие Helminthosporium и бразование конидий; *8—9* — прорастание круглых телец и развитие мицелия; *10* — мицелий круглых телец в волокне

На этом пока заканчивается сообщение, являющееся в сущности лишь началом почти нетронутой области исследования.

Выводы

1. Из числа эндопаразитов выделены: целлюлозная аэробная бактерия-цитофага Гутченсона и Клейтона; несколько актиномицетов, а также и близко стоящие к ним организмы; все они изображены на прилагаемых рисунках.

2. В результате исследований установлено, что чаще у каждого сорта хлопка (из взятых в опыт) имеется особый, присущий ему паразит, что, однако, не мешает нападению на него и других микроорганизмов.

3. По отношению к волокну описанные здесь паразиты все ведут себя различно: одни в процессе жизнедеятельности растворяют целлюлозную стенку волокна; другие, внедряясь в волокно, расщепляют стенку вдоль на мелкие отдельности, а затем и поперек на мелкие куски: третьи, то внедряясь в волокно, то выходя из него, образуют в нем щели, нарушая целостность стенки, вследствие чего у волокна скоро снижается крепость.

4. Установлено явление паразитизма между микроорганизмами, где хозяином является Alternaria Nees, а ее паразитом вышеуказанный Proactinomyces catenulatus, отмеченный еще в первой статье как эндопаразит хлопкового волокна.

В заключение считаю приятным долгом выразить глубокую благодарность за любезное содействие в проведении работы: акад. В. Л. Комарову, в лаборатории которого производилась эта работа, Главному московскому управлению хлопкозаготовок за финансирование и постоянное содействие; администрации и ряду лиц Ташкентской центральной селекционной станции и АзНИХИ за прием и помощь в организации по проведению опыта.

Ботанический институт
Академии Наук СССР

Поступило
8.II.1939

ЛИТЕРАТУРА

1. Берже Д., Определитель микробов, Изд. Акад. Наук УССР, Киев, 1936.
2. Вакенгут А. М., К методике стерилизации кремневого студня, Тр. Всес. ин-та экспер. медиц., т. I, вып. 2, 1934.
3. Василевский и Каракулин, Паразитные несовершенные грибы, Изд. Акад. Наук СССР, 1937.
4. Исаченко Б. Л. и Вакенгут А. М., Несколько наблюдений над циклом развития организма, разлагающего клетчатку, Архив биол. наук, т. XXXII, вып. 5—6, 1932 и Arch. f. Mikrob., Bd. 5, H. 3, 1934.
5. Исаченко Б. Л. и Предтеченская А. А., Применение окрашивания семян, как метод определения их жизнеспособности, Экспер. ботаника Акад. Наук СССР, II, вып. 2, сер. IV, 1936.
6. Ковровцева С. А., Взаимоотношения дрожжей и молочнокислых бактерий в совместной культуре, Доклады Всес. Академии с.-х. наук им. Ленина, вып. 5/8, 1937.
7. Красильников Н. А., Проактиномицеты, Изв. Акад. Наук СССР, Отд. матем. и естеств. наук, I, 1938.
8. Красильников Н. А., Лучистые грибки и родственные им организмы, Изд. Акад. Наук СССР, М., 1938.
9. Крисс А. Е., Изменчивость актиномицетов, Акад. Наук СССР, Ин-т микробиологии, 1937.
10. Московец С. Н., Болезни хлопчатника, Сборн. материалов, вып. 53, Тбилиси, 1936.
11. Наумов Н. А., Основы микологии, 1933.
12. Нахимовская М. И., Антагонизм между актиномицетами и почвенными бактериями, Микробиология, т. VI, вып. 2, 1937.
13. Николаева Е. И., К характеристике некоторых актиномицетов, Изд. Отд. общ. микроб. Ин-та экспер. медицины, 1914.
14. Панасенко Б. Т., Грибные болезни коробочек хлопчатника, Болезни хлопчатника, Материалы АзНИХИ, вып. 53, 1936.
15. Рашевская В. Ф. и Яцинин Л. Н., Болезни хлопчатника, Изд. УСУ ОБ. В., 1932.
16. Сербинов В. И., Предварительные данные о массовом заболевании коробочек хлопчатника в Хорезмском оазисе.
17. Сербинов В. И., Материалы к экономике гомоза и меры борьбы с ним, Средне-Азиатск. научн.-иссл. ин-т хлопков., 1934.
18. Яблокова, Методы витальной окраски спор и мицелия Ustilago tritici, Защ. раст., № 11, 1936.
19. Ячевский А. А., Болезни хлопчатника, Тр. по пр. бот. и сел., т. XXIV, вып. 5, 1929/1930.
20. Ячевский А. А., Бактериоз растений, 1935.
21. Щепкина Т. В., Микрохимический способ обнаружения микрофлоры и производимых ею повреждений внутри хлопковых волокон, Изв. Акад. Наук СССР, Отд. мат. и естест. наук, 1937.
22. Galloway L. D., Note on unusual mould fungus, The Britich Mycological Society Transactions, v. XVIII, part. XI, August, 1933.
23. Gulati A. N., MSC., A note on a new type of progressive damage to the structure of cotton hair caused by microorganisms, The Indian, Journal of Agricult. science, v. VI, 1936.
24. Issatschenko B. L. und A. M. Wackenhut, Einige Beobachtungen über den Entwicklungszyklus des cellulosezersetzenden Organismus, Archiv f. Mikrobiologie, Bd. 5, H. 3, 1934.
25. Lieske R., Morphologie und Biologie der Strahlenpilze (Actinomyceten), Leipzig, 1921.
26. Wiltshire S. P., The foundation species of Alternaria and Macrosporium, The Brit. Mycol. Soc. Transact., v. XVIII, p. I, August, 1933.
27. Winogradsky S., Etudes sur la microbiologie du sol (IV mém.). Sur la dégradation de la cellulose dans le sol, Ann. de l'Inst. Pasteur, XLIII, 1929.

T. V. ŠCEPKINA. DESCRIPTION OF THE INTERNAL MICROFLORA (ENDOPARASITES) OF THE COTTON FIBRE

SUMMARY

The present paper forms the continuation of a previous communication on the microbes detected within the cotton fibre (Bull. of the Acad. of Sci. USSR, Biolog. sect., 1937).

The importance of the very fact as well as its significance for the cotton industry prompted the author to carry on the investigation in two directi-

ons simultaneously: the study of the organisms as such and the testing of methods of control. For the latter purpose in addition to the microflora of the fibre the seed and particularly the embryo were examined as to their infestation.

By the methods described below there were ascertained instances of seeds infected with bacteria and fungi. This fact suggested the necessity of testing the methods of control by means of «deep» (including the seed embryo) desinfection of the seed before it was planted. Among desinfectants preference was given to mercury bichloride, mercury anilin germisan, formalin and heating of the seed. Formalin was tested not so much with a view of using it in the experiments as in order to show that besides being a well known desinfectant it represents a tissue preserving substance and therefore would affect the germination power of the seeds, which indeed proved reduced in those treated with it.

The desinfectants were preliminarily tested in the conservatory and the time of exposition to their action calculated in accordance with the structure of the seed integument.

The results obtained by these tests were applied in the field experiments conducted at the Azerbaijan Institute of Scientific Research and the Tashkent Central Plant Breeding Station, both situated in the cotton growing regions of Transcaucasia, resp. Asia Media. In the experiments carried out at Tashkent 4 varieties were used and the experiment duplicated 6 times. In Transcaucasia the number of varieties used was 2—6 and the experiment duplicated 4 times.

The treatment applied to the seed resulted in the complete dissapearance of gummy spots on the dicotyledons in the cases when the seed was treated with mercury preparations, and a considerable reduction of their number when the seed was heated or treated with formalin, while from 60 to 100 per cent of the control showed infection.

The results obtained by the experiments proved the fact that the seed was internally infected as well as the correctness of the methods applied in the experiments since the causal agents of gummy were completely destroyed.

On subsequent analysis of the fibre it appeared, however, that it was not free of fungi which probably are more resistant against the action of desinfectants that bacteria.

This necessitated the examination of the tissues of the plant and fibre in the still closed pods of the growing plants as to their infection, which was carried out in 1938. The analysis of the tissues and the fibre revealed the presence of fungi, for the most part peculiar to the given variety, a fact suggestive of the assumption that the infection was transmitted through the seed from generation to generation.

An analogous phenomenon, i. e., the desintegration of the cellulose wall of the cotton fibre due to the activity of microbes was already observed in India by A. N. Gulati who reports a high percentage of infected fibre. In his opinion, however, the microbes penetrate into the fibre through some openings while it is kept in storage or being worked up, i. e., through the open end of the canal or cracks in the fibre. Such instances were reported by Jaczevski as early as in 1929.

From the results of the investigation it appeared, however, that many microbs were parasitizing on the fibre and carrying on their destructive work in the closed pods of the growing plant; at any rate their presence there could be ascertained.

In the investigation of this phenomenon and the study of the microbes there was used a special method consisting in the staining of the live microbes allowing the observation of their development under the glass cover in a microscopic preparation made of the applied reagent. This one consisted of a phosphate buffer mixture stained with brom-phenol-blue.

In order to isolate the organisms under investigation in pure cultures for the present there were used exclusively silicic gel plates in Petri dishes according to Winogradski.

For examining the fibre as to infection besides staining with the above mentioned mixture there may be recommended the luminescent analysis of dry microscopic preparations made in an aerial medium (without liquid). The fibre will be visible as pale transparent bands while the parasites will shine like glowing electric wire.

Those of the parasites of the fibre investigated up to the present time are represented on the accompanying figures supplied with their names and indication of the damage caused by them.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1940
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

М. Л. БЕЛЬГОВСКИЙ, В. С. КИРПИЧНИКОВ и А. А. ПРОКОФЬЕВА-БЕЛЬГОВСКАЯ

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ КЛЕТКИ И ХРОМОСОМНАЯ ТЕОРИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ *

(Представлено академиком **И. И. Шмальгаузеном)**

В основе современной генетики лежит хромосомная теория наследственности и связанное с ней представление о гене. Эта теория позволила связать между собой и объяснить такое количество ранее непонятных явлений, что, казалось бы, тем самым доказала свою справедливость. Однако в последние годы основные положения хромосомной теории и, в особенности, представление о гене подвергаются подчас весьма резкой критике.

В нашей печати имеется достаточно статей, посвященных критике генетических концепций, и статей, защищающих общепринятые положения генетики. В то же время нет работ, которые ставили бы своей целью краткое, но не столь схематичное, как в учебниках, изложение генетических представлений по наиболее дискуссионным в настоящее время вопросам. Настоящая работа посвящена вопросам роли клетки в целом, плазмы, ядра, хромосом и генов в наследственности.

Ядерные структуры и их значение в наследственности

Энгельс считал одним из величайших открытий в естествознании в середине XIX в. открытие клетки Шлейденом и Шванном.

Естественно, что после открытия клетки — «основной формы почти всякого развития жизни» (Ф. Энгельс, Диалектика природы, стр. 93)— структура и функции клеточных элементов стали предметом самого тщательного исследования.

Последовательное изучение строения и поведения различных элементов половых и соматических клеток привело к открытию того замечательного факта, что в передаче наследственных особенностей от родителей к детям не все части клетки участвуют в равной степени.

Важную роль в этом процессе играет ядро клетки. Исследования, вскрывшие громадную роль ядра в наследственности, общеизвестны: независимые и почти одновременные исследования поведения мужского и женского ядер при оплодотворении, проведенные в 80-х годах прошлого века Гертвигом и Страсбургером; опыты Бовери по развитию безъядерных участков яиц морского ежа одного вида, оплодотворенных сперматозоидами другого вида; сходные, но исключительно точные недавние опыты Герстадиуса с безъядерными яйцами морских ежей, оплодотворявшихся нормальными спермиями; эксперименты Хербста по межвидовой гибридизации у морских ежей и т. д.

---

* *От редакции.* Помещая настоящую статью, редакция не может согласиться с рядом положений авторов и считает, что правильное разрешение поставленных в статье вопросов возможно на основе синтеза положительных достижений цитогенетики и биологии развития, рассматривающей зиготу и развивающийся из нее организм как целое и в глубокой связи с окружающей средой.

Большого внимания заслуживают исследования последних лет. Спустя полвека после опытов Бовери, советский исследователь Астауров (1937), преследуя чисто практические (селекционные) задачи, поставил опыты по развитию яиц с предварительно разрушенным ядром одной линии тутового шелкопряда, оплодотворенных нормальными спермиями другой линии. Он получил такие же результаты, как Бовери и Герстадиус: развившиеся из таких яиц гусеницы и бабочки были сходны с отцовским типом. Материнское влияние — через плазму яйца — оказалось очень слабым.

Аналогичный результат получила Е. Н. Герасимова (1936) в своих опытах с Crepis tectorum. Сильной дозой рентгеновских лучей разрушались ядра в яйцеклетках растений с определенным доминантным признаком (темные обертки и рыльца). Такие облученные растения опылялись затем нормальной пыльцей, собранной с растений с рецессивным признаком (светлые обертки и рыльца). В результате в потомстве было получено растение, полностью повторявшее отцовский тип и имевшее в своих клетках лишь один гаплоидный набор хромосом, полученный от отца.

С предельной ясностью показана роль ядра в определении видовых особенностей организма опытами Геммерлинга (1934). Геммерлинг работал с гигантской одноклеточной водорослью ацетабуларией, представляющей собой длинный стебелек, на нижнем конце которого лежит ядро. Он приращивал безъядерный участок стебелька одного вида ацетабуларии к содержавшему ядро основанию стебелька другого вида. При этом направление развития приращенного безъядерного куска резко изменялось и шло по типу, определяемому ядром второго прививочного компонента.

Все процессы дифференцировки плазмы, а значит и развитие видовых признаков, направляются здесь специфическими веществами, вырабатывающимися в участке клетки, содержащем ядро. (Говоря о видовых признаках, мы не хотим сказать, что генетические основы видовых признаков принципиально отличаются от генетических основ признаков других таксономических единиц, но описываемые опыты проводились на двух различных видах одного и того же рода, благодаря чему в этих опытах можно было выяснить роль ядра в определении лишь видовых признаков.)

Все эти и многие другие опыты поставили вне всякого сомнения важнейшую роль ядра в процессе развития организма. Однако на ряду с этим был открыт и ряд случаев зависимости наследственных различий от различий в цитоплазме. Поэтому теория монополии ядра в наследственности, к которой приходили первые исследователи, сошла со сцены. На основе данных все новых и новых экспериментов выросло наше современное представление о ядре как об основном, но отнюдь не единственном факторе развития и наследственности.

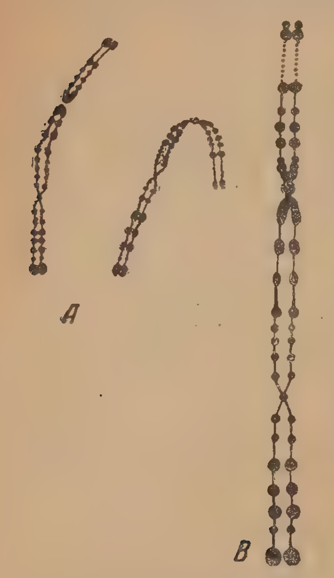
* * *

Детальное изучение строения ядра привело к открытию фактов, еще глубже вскрывших дифференциацию клетки и значение различных ядерных структур в наследственности. При изучении процессов, происходящих в ядре во время деления соматических клеток и при созревании половых клеток, в нем были открыты сложные образования — хромосомы.

Впервые Бовери, Флемминг, Страсбургер и Ван-Бенеден в 90-х годах прошлого столетия, а за ними сотни исследователей на десятках и сотнях самых различных объектов установили следующие основные закономерности в строении и поведении хромосом, общие как для растений, так и для животных.

1. При делении соматической клетки происходит продольное расщепление каждой хромосомы, благодаря чему дочерние клетки получают то же число и морфологически такие же хромосомы, какие были в клетке, давшей им начало (фиг. 1).

В определенных соматических тканях некоторых животных и растений наблюдается численное изменение хромосомного набора — полиплоидия. Однако ткани, из которых развиваются половые клетки, обладают постоянством набора хромосом, чем обеспечивается постоянное и характерное число хромосом у каждого вида животных и растений.



Фиг. 1. Удвоение хромосом лука при делении клетки (митоз). Видна совершенно одинаковая продольная дифференциация сестринских хромосом, которые разойдутся в разные дочерние клетки. *А* — рисунок с препарата; *В* — схема (Я. Е. Элленгорн)

2. В результате нарушения процесса деления клеток и других причин время от времени происходят изменения числа или структуры хромосом, характерных для данного вида. Раз произойдя, такие изменения передаются последующим поколениям и часто влекут за собой изменение признаков организма.

3. Каждая из хромосом в ядрах соматических и незрелых половых клеток представлена дважды (гомологичные хромосомы). Хромосомы каждой пары морфологически сходны между собой.

4. При созревании половых клеток хромосомы проходят ряд сложных стадий, сущность которых заключается в соединении попарно гомологичных хромосом (конъюгация) с последующим расхождением соединившихся хромосом в различные половые клетки (редукционное деление). При этом хромосомы каждой пары расходятся независимо от хромосом других пар. В результате этих процессов в зрелую половую клетку из каждой пары хромосом попадает только одна, и общее число хромосом оказывается уменьшенным вдвое.

5. При оплодотворении происходит слияние яйца и спермия, содержащих одинаковое число хромосом — уменьшенные вдвое наборы хромосом родителей. Таким образом в оплодотворенном яйце восстанавливается полный набор хромосом, свойственный данному виду, причем каждая хромосома в нем представлена дважды: одна, полученная от отца, и одна — от матери.

Эти закономерности являются универсальными для всех организмов, обладающих дифференцированным ядром. Они говорят об исключительной роли хромосом в важнейших процессах жизнедеятельности клетки, в процессах наследственности и развития организма. Предположение, что хромосомы являются бесполезными или мало существенными внутриклеточными структурами и тем не менее существуют почти у всех живых существ и ведут себя весьма сходным образом, было бы несовместимо с дарвинской концепцией эволюции. Хромосомный аппарат есть тончайшее и совершенное приспособление, выработавшееся в процессе эволюции и имеющее очень много общего у самых разнообразных организмов.

Основные закономерности строения и поведения хромосом при делении клеток — появление их в ядре в виде длинных тонких нитей и поразительно точное продольное «расщепление» этих нитей (фиг. 1) были обнаружены первыми же исследователями клеточного ядра — Страсбургером и Флеммингом. Однако универсальная значимость этих процессов была вскрыта Вильгельмом Ру. Согласно его концепции, явление продольного расщепления хромосом при каждом клеточном делении указы-

вает на существование дифференциации тела хромосомы по длине на участки различного качества.

В результате всего последующего развития цитологии и генетики гипотеза Ру стала строго доказанным научным фактом.

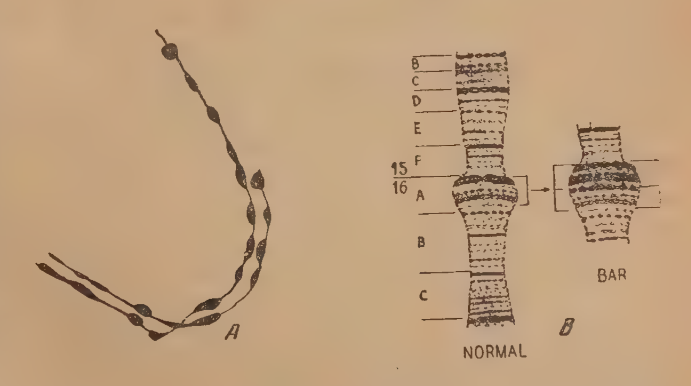
В хромосомах была обнаружена очень тонкая, но отчетливо различимая под микроскопом дифференциация по длине на красящиеся и некрасящиеся основными красками участки. Красящиеся участки — хромомеры — имеют вид округлых, различных по величине зерен; некрасящиеся части представляют собой нити, соединяющие хромомеры. Биохимический анализ этой структуры показывает, что как нить, так и хромомеры состоят из протеинов. Кроме того, протеины хромомер соединены на определенных стадиях ядерного цикла с тимонуклеиновой кислотой (дают нуклеальную реакцию) и этим химически отличаются от протеинов нитей (Caspersson, 1936; Mazia and Jaeger, 1939 и др.).

Положение, размеры и окрашиваемость хромомер так же, как и относительные расстояния между ними, — строго постоянны и характерны для каждого данного участка хромосомы. Эти отношения с поразительной точностью соответствуют друг другу в гомологичных хромосомах (фиг. 2).



Фиг. 2. Конъюгация хромосом у червя Dendrocoelum (Гелей). Видна продольная дифференциация хромосом, совершенно одинаковая у парных хромосом. *С*—конъюгация не закончилась

Тонкая дифференциация хромосомы по длине дала возможность вскрыть связь изменений в развитии организма с изменениями в структуре определенных участков хромосомы. Целый ряд изменений в хромосомах: изменения взаимного расположения частей внутри одной хромосомы, удвоение или выпадение участков хромосомы, обмен хромосом своими частями — сопровождается изменением в развитии и наследовании признаков организма (фиг. 3).

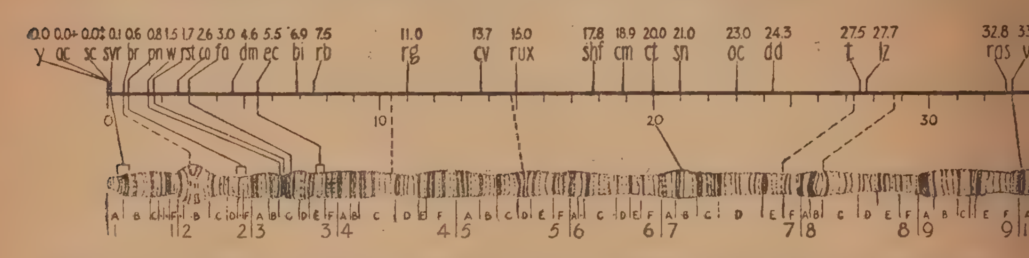


Фиг. 3. Удвоение и утеря частей хромосом, сопровождающиеся изменением признаков организма. *А* — конъюгация двух хромосом кукурузы, в одной из которых выпал концевой участок, содержащий ген, необходимый для нормального развития лигулы (Мак-Клинток). *В* — участок хромосомы из слюнной железы личинки дрозофилы. Слева — хромосома нормальной мухи, справа — хромосома мухи с полосковидными глазами: изменение формы глаз вызвано удвоением маленького участка хромосомы, обозначенного 16-А (Бриджес)

В настоящее время, на основании тщательного изучения связи изменения структуры определенных участков хромосом с изменением в развитии признаков, для таких хорошо изученных объектов, как кукуруза и дрозофила, построены спе-

циальные цитогенетические карты хромосом, на которых точно указаны цитологические участки, изменение в структуре которых сопровождается изменением в развитии определенных признаков организма (фиг. 4).

Биохимическая природа связи изменений хромосом с изменением признаков особенно ясно вскрылась за последние годы, когда цитологические исследования обнаружили в хромосомах специфическую дифферен-



Фиг. 4. Соответствие морфологической и генетической дифференциации хромосомы. Снизу — сложно дифференцированная по длине половая X-хромосома дрозофилы (из слюнной железы), с общепринятым обозначением отдельных участков. Сверху (прямая линия) — ге-

циацию по длине на «эухроматические» и «гетерохроматические» участки (Heitz, 1928, 1933; Bauer, 1933; Тиняков, 1936; Прокофьева-Бельговская, 1939, и др.).

Эухроматическими являются те участки хромосом, которые после метафазы (в митозе или мейозисе) претерпевают обратное развитие, превращаются в длинные тонкие нити, красимость их (вследствие уменьшения содержания тимонуклеиновой кислоты) чрезвычайно уменьшается, и они постепенно переходят в еле различимые тончайшие структуры «покоящегося» (в действительности же «метаболического», активного) ядра. Гетерохроматическими являются участки хромосом, сохраняющие длительный период времени компактное, сжатое состояние, в котором они находились на стадии метафазы. В них долго сохраняется тимонуклеиновая кислота, поэтому эти участки хромосом имеют вид плотных, сильно красящихся тел (фиг. 5). Таким образом в этих участках сильно укорачивается период, в течение которого хромосома находится в состоянии, свойственном хромосомам активного «метаболического» («покоящегося») ядра.

Параллельными цитогенетическими исследованиями дрозофилы за последние годы выяснен замечательный факт — все участки хромосомы, активно влияющие на развитие признаков организма, расположены как раз в эухроматических частях, развертывающихся в «метаболических» ядрах в длинную нить с тысячами специфических хромиолей. Гетерохроматические же районы, сохраняющиеся в «метаболическом» ядре в сжатом, уплотненном состоянии (как в метафазе) или образующие в нем чрезвычайно короткую нить с несколькими хромиолями, почти лишены участков, активно влияющих на развитие признаков организма (Muller and Painter, 1932; Меллер и Прокофьева, 1935; Тиняков, 1936, и др.).

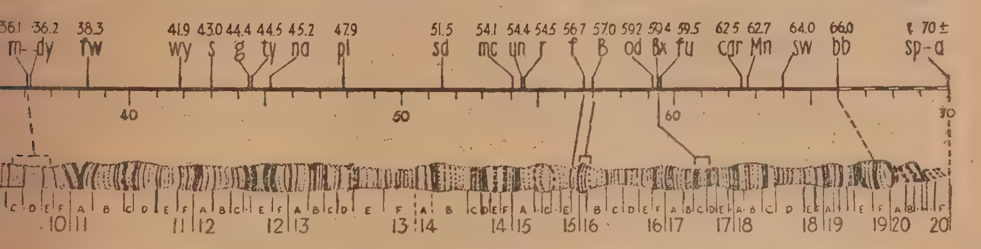
Этот факт, показавший непосредственную зависимость между биохимическим состоянием участков хромосом и их физиологической активностью, дал толчок целому ряду исследований.

Прежде всего уточнились наши знания о расположении гетерохроматических участков в хромосомах: они образуют дистальные и проксимальные концы хромосом и входят также в состав их внутренних частей (Прокофьева-Бельговская, 1940).

Далее, на основании исследований, проведенных за последние годы, выяснились следующие особенности гетерохроматических и эухроматических районов.

а) В гетерохроматических районах хромосом разрывы, ведущие к образованию хромосомных перестроек, происходят гораздо чаще, чем в эухроматических (Прокофьева-Бельговская и Хвостова, 1939).

б) При конъюгации хромосом эухроматические их части соединяются лишь попарно, строго соответственными друг другу участками гомологичных хромосом, что указывает на их высокую биохимическую диффе-



нетическая карта той же хромосомы с указанием местоположения отдельных генов. Их порядок на генетической карте и в хромосоме, видимой под микроскопом, совпадает, лишь относительные расстояния несколько различны

ренциацию. Гетерохроматические части способны конъюгировать друг с другом в любых комбинациях, что говорит о большем сходстве в их тонком биохимическом строении.

Этим глубоким сходством всех гетерохроматических участков в ядре между собой и исключительной дифференциацией эухроматических частей объясняется, повидимому, тот факт, что утеря значительных гетерохро-



Фиг. 5. Гетерохроматические участки хромосом Lactuca denticulata (покрытосеменные). Митозы в кончике корешка: *a* — покоящееся ядро с гетерохроматическими участками (хромоцентры), *b* — профаза, гетерохроматические участки резко отличаются от эухроматических, *c* — анафаза, эу- и гетерохроматические участки не различимы между собой, *d* — телофаза, хорошо различимы проксимальные гетерохроматические участки (по Гейтцу)

матических частей хромосомы не отражается на жизнеспособности организма, тогда как утеря мельчайших частей эухроматических районов для него обычно гибельна.

в) Параллельными цитогенетическими исследованиями мозаичных линий дрозофилы выяснено, что хотя в гетерохроматических районах почти нет участков, оказывающих специфическое влияние на развитие определенных признаков организма, эти районы оказывают сильное влияние на расположенные рядом с ними или приближенные к ним эухроматические части (Бельговский, 1938; Нуждин, 1939; Сидоров, 1936, и т. д.).

В эухроматическом участке, приближенном к гетерохроматическому, под влиянием последнего резко увеличивается содержание тимонуклеиновой кислоты. Одновременно наблюдается изменение признака, развитие которого связано с данным эухроматическим участком (Caspersson and Schultz, 1938; Прокофьева-Бельговская, 1939; Нуждин, 1939).

В то же время все наиболее мутабильные гены в половой хромосоме Drosophila melanogaster расположены в непосредственной близости к гетерохроматическим районам (Прокофьева-Бельговская, 1939). Можно предположить, что гетерохроматические районы вообще сильно повышают изменчивость в расположенных рядом с ними эухроматических участках.

С другой стороны, имеются указания на относительно высокую легкость изменения структуры гетерохроматических районов под влиянием разнообразных физиологических изменений в тканях и под влиянием внешних условий (Geitler, 1938; Mather, 1939). Реагируя наиболее активно на эти изменения, они, повидимому, оказывают влияние на расположенные рядом с ними эухроматические районы хромосом, участвующие непосредственно в процессах развития признаков организма, изменяя тем самым ход этого развития.

Эти и некоторые другие, конечно еще недостаточные, данные позволяют нам все же высказать следующие два предположения.

а) Обладая свойством повышенной чувствительности к изменениям внешних и внутриклеточных условий и влияя на расположенные рядом с ними относительно более устойчивые участки хромосом, гетерохроматические районы являются существенным фактором хромосомной изменчивости. Они вызывают изменения в соседних эухроматических районах.

б) В ходе эволюционного процесса, на ряду с дифференциацией клетки на более лабильную и более стойкую по отношению к внешним воздействиям системы—протоплазму и ядро, происходила аналогичная дифференциация ядерных структур — хромосом. Ее результатом является наличие лабильных, сходных во всех хромосомах гетерохроматических участков и более устойчивых, глубоко специализированных эухроматических районов,

* * *

Тщательные исследования Бовери, Вильсона, М. С. Навашина и других строения и поведения нормальных хромосом в материнских и дочерних клетках и многочисленные исследования строения и поведения перестроенных хромосом показали, что индивидуальность хромосом и отдельных их участков сохраняется на протяжении многих клеточных делений в процессе роста и развития организма, вплоть до зрелых половых клеток. Больше того, индивидуальность хромосом не ограничивается только одним поколением. Проходя через процессы созревания половых клеток и оплодотворения, хромосомы также сохраняют все основные особенности своего строения.

Как сохраняется индивидуальность участков хромосом, несмотря на то, что они проходят через различные стадии жизненного цикла, изменяя при этом свою величину и форму и, несомненно, активно участвуя в обмене веществ и разнообразных биохимических реакциях?

Как сохраняется индивидуальность хромосом при удвоении каждой хромосомы во время каждого клеточного деления?

К разрешению этих вопросов вплотную подошла современная цитология.

Решение вопроса о сохранении индивидуальности хромосом в значительной степени зависит от выяснения их биохимической природы.

Однако трудности нахождения методов исследования живой клетки, крайнее несовершенство нашего знания основных биохимических компонентов ядра — протеинов, отсутствие хорошей квалификации в биохимии у цитогенетиков и в цитогенетике — у биохимиков — все это чрезвычайно затрудняет развитие исследований в этой важнейшей области.

Тем не менее уже первые экспериментальные и главным образом теоретические исследования советских и зарубежных биологов и химиков (Кольцов, 1935; Wrinch, 1936; Caspersson, 1936; Шмук, 1939; Barigozzi, 1937;

Mazia and Jaeger, 1939) осветили ряд специфических особенностей строения и поведения хромосом. Эти авторы на основании теории белковых соединений дали гипотетические схемы строения хромосомы, одну из которых мы и приводим ниже (хотя не исключена возможность, что в будущем ее придется сильно изменить).

По этой схеме основу хромосомы составляет белковое вещество в форме линейно вытянутой, высокополимерной молекулы. В состав этого белкового вещества входят, повидимому, преимущественно щелочные полиаминокислоты. Таким образом генонема (хромосомная нить без второстепенных образований наружной обкладки) является гигантской линейной цепью соединенных друг с другом аминокислот. По длине этой цепи на различных расстояниях друг от друга расположены щелочные группы NH_2, дающие с нуклеиновой кислотой солеобразное соединение. Эти участки с нуклеиновой кислотой образуют хромиольные группы хромосомы.

В основе постоянства цитологического строения хромосомы, по этим воззрениям, лежит постоянство положений в ней аминокислот и групп NH_2, присоединяющих к себе тимонуклеиновую кислоту.

Кольцов и Шмук высказывают ряд соображений для объяснения того, какая же причина заставляет этот порядок распределения аминокислот в хромосоме наследственно сохраняться и почему из сложного набора отдельных аминокислот, присутствующих в клетках, не создаются новые, самые разнообразные полипептидные цепи с очень различным линейным взаимным расположением первично-аминных групп.

Причиной этого, по мнению Шмука, является то обстоятельство, что солеобразные соединения уже присутствующей полипептидной цепи с нуклеиновой кислотой вызывают строгую ориентацию образования новых полипептидных цепей в клетке. Специфическое постоянство строения полипептидной цепи в хромосомах, передаваемое из клетки в клетку и из поколения в поколение, должно привести к относительному постоянству течения основных химических реакций, происходящих в клетках при развитии организма, а следовательно (при сохранении тех же внешних условий), и к известному постоянству признаков организма. Изменение в строении или расположении аминокислот в хромосоме вызовет изменение функциональных групп, что сразу же отразится на всем течении биохимических процессов в клетке, на развитии организма и в конечном счете на его признаках.

* * *

Таким образом сравнение роли ядра и плазмы клетки в процессе оплодотворения, прямые опыты по доказательству различного значения ядра и плазмы в наследственности, установление основных, общебиологических особенностей поведения хромосом в жизненном цикле организмов, исследования тонкого строения хромосом и, наконец, доказательство сохранения индивидуальности хромосом — все это привело цитологов к следующему выводу.

Хромосомы являются той дифференцировавшейся в ходе эволюционного процесса частью клетки, которая наилучшим образом обеспечивает передачу наследственных особенностей организмов от родителей к детям. В этом смысле хромосомы могут быть названы материальной основой наследственности.

Соответствие цитологических и генетических данных

Гистолог Сеттон в 1902 г., сравнив поведение хромосом в течение их жизненного цикла с закономерностями наследования признаков, открытыми Менделем, установил замечательный факт: наследование признa-

ков в такой степени совпадает с поведением хромосом, что это может быть объяснено лишь зависимостью одного ряда явлений от другого. Установление полного соответствия между поведением хромосом и закономерностями наследования положило начало новому плодотворному периоду в изучении наследственности, и это изучение опирается теперь на хромосомную теорию.

Менделем были выяснены некоторые закономерности наследования признаков у растений. Половые клетки (гаметы) были названы Менделем «чистыми» в том отношении, что всегда имеют из каждой пары наследственных задатков (материнского и отцовского происхождения) только один—либо тот, либо другой. Смешения этих задатков у гибрида не происходит. Наличие у гибрида двух типов гамет в равном количестве наблюдалось Менделем в тех случаях, когда родительские особи отличались по одному признаку. В случае различий по большему числу признаков у гибрида образовывалось значительно большее число различных типов гамет, что приводило при скрещивании к более сложным расщеплениям. Однако и в этих случаях в отношении каждой пары задатков половые клетки разделялись на две равные группы, и в отношении каждого признака наблюдалось сравнительно простое расщепление (1:2:1; 3:1; 1:1).

Впоследствии эта закономерность, подмеченная Дарвином и Нодэном и четко установленная Менделем, была подтверждена тысячами исследователей, работавших с самыми разнообразными животными и растениями. В ряде случаев прямое исследование половых клеток позволило разбить их в отношении определенной пары задатков на 2 равные по количеству группы (Kieselbach and Petersen, 1926, на кукурузе и др.).

Справедливость закона чистоты гамет была доказана и без применения статистического метода. Веттштейн (Wettstein, 1924), работая с мхами, впервые применил «тетрадный» анализ, выращивая отдельно четыре гаплоидные споры, развившиеся из одной диплоидной клетки гибридного растения. Всегда, по любой паре задатков, 2 споры каждой четверки несли один из них, 2 других — другой. Подобные же опыты проводились другими исследователями (Dodge, 1927; Wilcox, 1928 и др.) и во всех случаях дали такие же результаты.

Всеобщность закона чистоты гамет и всеобщность расщепления в потомстве гибридов соответствует всеобщности процессов, идущих при созревании половых клеток. Из каждой пары хромосом в гамету в результате редукционного деления попадает только одна, благодаря чему в отношении любой пары хромосом половые клетки гибрида могут быть разбиты на две равные группы. Половина имеет хромосому, полученную гибридом от матери, половина — полученную от отца.

При скрещиваниях нередко наблюдаются отклонения от менделевских отношений в потомстве. Величина этих отклонений оказывается пропорциональной различиям в жизнеспособности двух или нескольких типов потомков. В тех немногих случаях, когда гибрид вообще не дает расщепления, удается точно установить то или иное нарушение нормального хода созревания половых клеток, например, выпадение редукционного деления. Таким образом, все эти отклонения и исключения только подтверждают полное соответствие между цитологическими и генетическими данными.

Не разбирая здесь подробно всех остальных случаев этого соответствия, мы ограничимся далее их простым перечнем (конечно, далеко не полным).

1. Генетика пола: закономерности распределения половых хромосом в мейозисе и наследование пола.

2. Генетика «сцепленных с полом» признаков: поведение половых хромосом и сцепленное с полом наследование.

3. Наследование признаков лишь одного из родителей партеногенетическими и андрогенетическими организмами.

4. Независимое расхождение хромосом при образовании половых клеток и независимое распределение признаков в потомстве.

5. Зависимое расхождение хромосом (образование колец, цепей) и отсутствие рекомбинации признаков в потомстве.

6. Соответствие числа пар хромосом числу групп сцепления.

7. Образование хиазм и кроссинговер.

8. Хромосомные перестройки и строго соответственное изменение характера наследования признаков.

9. Полиплоидия, гетероплоидия и вызываемое ими соответственное изменение менделевских отношений.

10. Наличие у потомков амфидиплоидов диплоидных наборов хромосом обоих родительских видов и отсутствие у них благодаря этому расщепления по признакам, различающим эти виды.

11. Увеличение или уменьшение числа пар хромосом и соответственное изменение числа групп сцепления в результате некоторых хромосомных перестроек.

12. Отсутствие расхождения и перекомбинации хромосом при созревании половых клеток у гаплоидных организмов и соответствующая генетическая однородность всех их гамет.

13. Развитие мужских и женских признаков в разных частях тела гинандроморфов в соответствии с мужским или женским набором хромосом в этих частях тела.

14. Элиминация отдельных хромосом, внесенных спермием в яйцо при некоторых межвидовых скрещиваниях (иглокожие), и связанная с этим большая или меньшая матроклинность развивающегося зародыша.

15. Отсутствие менделевских закономерностей и преимущественно материнский характер наследования признаков, различие в развитии которых зависит не от хромосом, а от свойств пластид или других плазматических элементов клетки.

Мы привели лишь часть фактов, собранных цитологией и генетикой. Сопоставляя исключительное по полноте, общее для всех организмов, обладающих дифференцированным ядром, соответствие между поведением хромосом и закономерностями наследования с чисто цитологическими доказательствами хромосомной теории наследственности, можно сделать только один вывод. Хромосомная теория наследственности построена на таком фундаменте, на таком количестве фактов, что приобрела такую же степень достоверности, какую имеет учение о клеточном строении организмов или представление о молекулярном строении материи, и должна быть положена в основу всех дальнейших работ в области наследственности и изменчивости.

Ген и признак и изменчивость гена

Возможность перекомбинации различных признаков родительских форм у потомков уже давно заставила предположить, что в клетках существуют какие-то задатки, способные перекомбинироваться между собой в процессе размножения. Это представление лежало в основе всех умозрительных теорий наследственности XIX в., начиная с теории пангенезиса Дарвина. К этому же представлению сводилось и объяснение расщепления, данное Менделем. Однако лишь в XX в. на основе синтеза генетических и цитологических данных понятие о наследственных задатках материализовалось, и такой задаток или ген стал рассматриваться как участок хромосомы, обладающий рядом специфических свойств.

Наследственные изменения в признаках каждого вида распадаются на «группы сцепления», и все изменения, входящие в одну группу сцепления, наследуются в связи с одной парой хромосом. Однако «сцепленные признаки» все же могут перекомбинироваться у потомков. Это

показывает, что гены, влияющие на их развитие, представляют собой относительно независимые друг от друга элементы. Гибридологические опыты показали, что гены расположены в хромосоме в линейном порядке, что полностью соответствует морфологической дифференциации хромосом по длине.

В дальнейшем во многих случаях было совершенно точно установлено, в каком именно месте хромосомы, видимой под микроскопом, расположен тот или иной ген (Painter, 1934; Mackensen, 1935; Muller and Prokofyeva, 1935, и др.). Было доказано, что гены расположены в хромосоме именно в том порядке, который был установлен вначале чисто генетическими методами. К этому следует прибавить, что при мутациях— изменениях структуры гена и его функций — другие гены могут оставаться неизменившимися, мутация в большинстве случаев затрагивает один ген, не касаясь остальных.

Хромосома заключает в себе большое число отличных друг от друга генов, обладающих относительной самостоятельностью. Однако характер действия каждого гена зависит как от всего генотипа в целом, так и от положения этого гена в хромосоме, от его связей с другими генами (Sturtevant, 1925, 1928; Дубинин и Сидоров, 1934, и др.). Хромосома не является арифметической суммой генов, действующих в развитии независимо друг от друга, но целостной биологической системой с определенными свойствами, присущими ей лишь как целому.

Во время деления клетки хромосома удваивается, при этом каждый ген также удваивается: ген обладает способностью перерабатывать окружающие его вещества клетки в себе подобные. Благодаря этому обеспечивается сохранение индивидуальности генов во время размножения клеток и сохранение определенного расположения их в хромосоме. Удвоение генов отличается большой точностью, необходимой для структур клетки, обеспечивающих наследственность.

Под геном мы понимаем устойчивую структуру (вероятно, типа сложной белковой молекулы), занимающую определенное место в хромосоме, передающуюся из поколения в поколение, принимающую непосредственное участие в развитии организма и обладающую следующими важнейшими особенностями.

1. Как и вся хромосома, ген воспроизводит себе подобную биохимическую структуру (другой такой же ген) из окружающих его веществ при каждом делении клетки.

2. Ген сохраняет свою индивидуальность на протяжении многих последовательных делений клеток и во время процессов созревания половых клеток и оплодотворения, т. е. в процессе его жизнедеятельности его структура не претерпевает необратимых изменений (если не произойдет мутация).

3. Ген активно участвует в клеточном обмене веществ и в выработке в плазме клетки формообразующих веществ. Биохимическая активность различных генов различна.

4. Ген может качественно изменяться (мутировать), причем при мутации гена, повидимому, изменяется его биохимическая природа. Изменение гена влечет за собой изменение сложной цепи реакций, связывающих ген с тем или иным признаком, и приводит к изменению развития организма. Изменение строения одного гена не сопровождается обычно изменением в строении соседних генов.

Рассмотрим несколько подробнее проблему соотношения между геном и признаком и проблему изменчивости гена. Заметим, что излагаемые здесь представления остаются в силе независимо от того, будем ли мы представлять себе ген как четко отграниченную структуру в хромосоме или вслед за Гольдшмидтом, выступившим недавно с критикой этого представления, назовем мутантным геном любой структурно измененный ее участок.

1. Ген и признак

Развитие у организма тех или иных признаков зависит от наличия у него определенных генов. Однако соотношение между геном и признаком далеко не так просто, как это представлялось в период раннего менделизма. Каждый отдельный ген отнюдь не соответствует одному определенному признаку. Тем более в хромосомах нет никаких «кусочков» свойств организма; нельзя говорить о «веществе наследственности», адэкватном признакам, развивающимся у взрослой особи. Подобные вульгарные представления совершенно чужды современной генетике. Они навязываются ей противниками хромосомной теории наследственности и столь же нелепы, как и взгляды преформистов прошлых столетий — анималькулистов, утверждавших, что в сперматозоиде заключен вполне сложившийся организм микроскопических размеров, которому остается только вырасти, чтобы дать взрослое животное, или овистов, предполагавших то же самое относительно яйца.

Правда, в генетической литературе получили довольно широкое распространение выражения «наследственное вещество», или «наследственная субстанция», породившие не мало недоразумений. Подобные выражения создавали впечатление, будто генетики постулируют существование в живой клетке какого-то вещества, не являющегося элементом живой структуры, но противопоставляемого ей и в то же время обеспечивающего «свойство» наследственности.

Подобное впечатление, конечно, совершенно неправильно, ибо, во-первых, генетики никогда не предполагали, что гены химически однородны, как молекулы железа, спирта или другого вещества, и, во-вторых, гены являются лишь частями хромосом, лишь необходимыми элементами живой системы — клетки, а не какими-то инородными включениями в ней. Конечно, в их структуре есть известная общность, обеспечивающая общие всем им свойства — способность к самовоспроизведению, мутабильность, химическую активность, но тем не менее называть гены или хромосомы веществом наследственности и, тем более, противопоставлять это «вещество» живой системе неправильно.

Связь между геном и признаком весьма сложна, и выражения «ген вызывает признак» или «ген передает признак» употребляются только как условные, чисто технические термины. Признаки не передаются в готовом виде из поколения в поколение, а развиваются каждый раз заново. Получая от родителей тот или иной хромосомный набор, те или другие задатки — гены, зародыш развивается в результате взаимодействия наследственности и окружающей среды. Развитие не является простым «развертыванием» наследственных задатков, попавших в зиготу при оплодотворении. Участвуя в обмене веществ, являясь начальным звеном сложнейшей цепи реакций, приводящей к развитию определенных признаков, гены тем самым не тождественны признакам.

Когда происходит качественное изменение гена — мутация, это изменение отражается на течении определенных биохимических реакций и процессов и, следовательно, на развитии определенных признаков. Только в этом смысле мы и связываем данный ген с данным признаком организма. Однако, поскольку полное выпадение гена из клетки почти всегда ведет к ее гибели, очевидно, что роль каждого гена далеко не ограничивается влиянием его на те признаки, изменения которых устанавливаются при мутационных изменениях этого гена. Развитие любого органа животного или растения зависит от всего генотипа в целом, зависит от взаимодействия генотипа и условий развития. Зависимость развития любого органа от громадного числа генов становится очевидной, когда мы имеем дело с генетически хорошо изученными объектами. Так, у Drosophila melanogaster в настоящее время известно около

200 генов, находящихся в различных местах хромосом и влияющих, в той или иной степени, на строение крыльев.

Следовательно, все эти гены влияют на процессы, связанные с развитием крыла. Для нормального развития крыла необходимо определенное, «нормальное», состояние всех этих генов, т. е. определенная их структура. Изменение любого из них (мутация) вызовет то или иное, но в определенных условиях совершенно определенное нарушение в развитии крыльев. Какой же из этих двух сотен генов можно назвать «геном нормальных крыльев»? Ясно, что никакой, ибо все они, на ряду с многими другими, нам сейчас неизвестными генами, необходимы для нормального развития крыльев. Практически, вероятно, можно без большой ошибки сказать, что в развитии крыльев участвует весь генотип. На развитие пигмента в глазу дрозофилы влияет минимум 44 различных гена. Это значит, что нам известны 44 гена, в которых происходили изменения, приводившие к изменениям в окраске глаз, однако несомненно, что общее число генов, влияющих на процесс образования пигмента в глазу дрозофилы, гораздо больше.

Гены нельзя считать не только зачатками признаков, но и факторами, определяющими возможность развития определенных признаков, ибо мы не знаем ни одного признака, возможность развития которого не зависела бы от очень многих, может быть, даже всех генов организма. Как уже отмечалось, выпадение из зиготы почти любого гена ведет к гибели организма и, следовательно, к невозможности развития любого из его признаков. Поэтому возможность развития данного признака определяется не состоянием какого-либо одного гена, а всем генотипом и условиями внешней среды. Конечно, изменение определенного гена может привести и обычно приводит к изменению лишь некоторых определенных признаков, но отсюда нельзя сделать вывод о влиянии гена лишь на эти признаки и о зависимости последних лишь от этого гена.

Много недоразумений происходит от того, что термин «признак» часто употребляется в разном смысле. С одной стороны, этот термин употребляют в прямом его смысле и обозначают им тот или иной орган или структуру организма и ее качества, например ости на колосе, их длину, степень зазубренности и т. д.; но, с другой стороны, этим же термином обозначают и различие между двумя организмами. В последнем смысле слово признак употребляют, когда, например, говорят, что «признак остистости зависит от одного гена». При этом подразумевается, что от различия по одному гену зависит различие в строении колоса остистого и безостого растений.

В этом случае не следовало бы употреблять слова признак, ибо, как мы уже подчеркивали, всякий признак, понимаемый как структура, орган или свойство, развивается лишь на основе взаимодействия всего генотипа и внешней среды и, следовательно, нельзя говорить не только о зависимости его лишь от одного или нескольких генов, но даже и об его наследственности или ненаследственности, т. е. зависимости только от генотипа или только от среды.

В то же время говорить о наследственности или ненаследственности того или иного различия между двумя организмами или о зависимости его от различий по определенному числу генов — вполне законно. Ведь ясно, что данное различие может явиться результатом действия либо разных внешних влияний, либо разных генотипических факторов, либо одновременно и тех и других. Если причина различия лежит в генетических факторах, то оно может явиться результатом различия либо в одном, либо в нескольких генах. К сожалению, генетики часто употребляют слово признак не только в прямом его смысле, но и в смысле различия, специально этого никак не оговаривая. Подобное обозначение двух разных вещей одним термином приводит к тому, что лица, пони-

мающие или желающие понимать слово признак лишь в прямом его смысле, как структуру или свойство, обвиняют генетиков, и притом формально вполне законно, в метафизичности взглядов, преформизме и т. д.

В процессе развития особи у нее возникают все новые и новые ткани, органы, признаки. Эту смену стадий, возникновение все новых и новых качеств в процессе развития часто объясняют последовательным вступлением в действие различных генов. Подобное допущение приводит к выводу, что последовательные процессы или стадии развития зависят от определенных генов и все развитие становится мозаикой последовательно действующих генов. Подобное представление об ответственности определенных генов за определенные этапы в развитии организма, конечно, не менее метафизично, чем представление об ответственности определенных генов за развитие определенных органов. Одно из них представляет собой проэцирование на хромосому последовательных этапов развития организма, другое — такое же проэцирование структуры организма.

Иногда говорят, что построение всякой генетической карты хромосомы есть уже проэцирование организма на хромосому. Это, конечно, совершенно неверно, ибо ни один ген не является «представителем» какого-либо признака, органа или свойства особи. Карта хромосомы выражает лишь факт ее функциональной и структурной дифференциации и говорить о проэцировании признаков на хромосому можно лишь, не понимая современной концепции гена.

С вопросом о картах хромосом связан также и вопрос о правомерности попыток подсчитать число генов в хромосомах данного организма. Ответ на этот вопрос зависит от решения вопроса о степени структурной отграниченности генов друг от друга в хромосоме. В случае их четкой отграниченности попытки эти принципиально законны. Если же прав Гольдшмидт и хромосома структурно едина (хотя и неоднородна по своей длине), то попытки подсчета числа генов, конечно, не имеют под собой оснований, ибо в этом случае считать нечего.

Как бы то ни было, следует подчеркнуть, что вопреки заявлению И. М. Полякова (1939 г.) попытки подсчета генов отнюдь не обязательно ведут к «попытке спроэцировать весь организм на хромосомы». Как построение карт хромосом, так и подсчет числа генов могут превратиться в проэцирование организма на хромосомы лишь при условии, что каждому гену будет приписана роль «определителя» или «представителя» соответствующего признака. При условии же правильного понимания связи между геном и признаком, построение карт хромосом и попытки подсчета генов ведут лишь к выяснению расположения и определению, пока еще весьма грубому, общего числа относительно автономных (например, в отношении мутирования, самовоспроизведения) структурных элементов хромосом.

Представляя себе ген как сложную химически активную структуру, мы не имеем никаких оснований полагать, что он участвует во внутриклеточных реакциях (т. е. действует) лишь в некоторые, сравнительно краткие моменты в развитии организма.

Гибель организма, полностью лишенного какого-либо гена уже на одной из самых ранних стадий развития, говорит против подобного представления, доказывая, что любой ген активен уже на самых ранних стадиях развития особи. Поэтому под словами «время действия гена» или «момент вступления гена в действие» можно понимать лишь стадию развития организма, на которой возникает различие в развитии особей, различающихся по данной паре генов. Эти гены действовали и раньше, но в физиологических условиях предыдущих стадий развития различие между ними не сказывалось заметным образом на течении морфогенетических процессов.

Любой процесс развития протекает при участии всего генотипа, и весь генотип является необходимым фактором развития любого органа. Это положение относится, конечно, не только к органам и свойствам взрослых особей, но и к органам и свойствам эмбрионов. Все их органы и свойства развиваются на основе всего генотипа и ни для одного из них нет специального гена. Активность одних и тех же генов по-разному проявляется в разных биофизико-химических условиях, создающихся на разных стадиях развития организма.

Уже хотя бы по этой причине, даже при одном и том же строении хромосом во всех клетках организма, структура и функции различных его частей и одних и тех же частей на разных этапах их развития должны быть различны.

Однако необходимо отметить, что закономерности дифференцировки организма в онтогенезе, конечно, далеко не исчерпываются закономерностями непосредственного действия генов в развитии. Важнейшую роль здесь играют взаимозависимости различных частей развивающегося организма.

При мутации гена изменяются те или иные черты его строения и, в связи с этим, нарушается течение тех или иных процессов развития, изменяются те или иные признаки организма. Если изменение в структуре гена приведет к изменению процессов развития достаточно поздно, то оно отразится лишь на деталях строения организма, детерминирующихся в последнюю очередь, если же нарушение процессов развития произойдет рано, то затронутыми окажутся более общие, более фундаментальные черты строения организма.

Поскольку существующие на земном шаре организмы приспособлены к условиям окружающей их среды, постольку всякое случайное изменение их строения будет в большинстве случаев вредно и притом тем вреднее, чем оно будет сильнее. По этой причине громадное большинство мутаций, существенно отражающихся на ранних стадиях развития организма, будет настолько вредно, что они не сохранятся в данном виде и не послужат материалом для дальнейшей его эволюции.

Использоваться отбором и участвовать в эволюции будут лишь мутации, менее резко нарушающие слаженность организма, а такими будут мутации, не затрагивающие ранних стадий его развития. Это приведет к тому, что эволюция будет итти главным образом за счет изменения более поздних стадий развития организмов, ранние же стадии их развития будут изменяться сравнительно слабо (Кольцов, 1934; Меллер, 1935; Morgan, 1932).

Изменения же во времени и скорости прохождения разных этапов развития не должны вызывать столь резких дисгармоний в строении организма и, следовательно, должны быть широко распространены в эволюции. Современные представления о механизме действия гена прекрасно согласуются с установленным в ряде исследований фактом сдвига в течение эволюционного процесса момента закладки функционирующих органов на все более и более ранние стадии развития (Haldane, 1933).

В силу всех этих причин высшие животные должны в своем онтогенетическом развитии воспроизводить основные черты строения их предков, должны как бы повторять свой филогенез. Иными словами, должна наблюдаться закономерность, известная под именем биогенетического закона. Закономерность эта основана на сохранении и участии в эволюции лишь тех мутаций, которые не нарушают основных процессов развития организма, определяющих наиболее общие черты его строения, и на сдвиге ряда процессов развития на все более и более ранние стадии.

Участие генов в индивидуальном развитии определяется, как это уже отмечалось выше, их биохимической активностью. Таким образом разрешение проблемы действия генов зависит в первую очередь от раз-

решения вопроса о том, какие реакции происходят при участии генов, где они происходят и каков характер веществ, вырабатывающихся при этом.

Обычные генетические методы — скрещивание и цитологический анализ — позволяют изучать структуру хромосом и закономерности процессов, происходящих при созревании половых клеток и оплодотворении (процессов «наследственной передачи» в узком смысле этого слова). Однако подобными методами не могут быть вскрыты закономерности действия генов во время индивидуального развития (этап так называемого «осуществления признака»). Этим в значительной мере объясняется отсталость раздела генетики, посвященного вопросам действия генов. В последнее время, однако, и здесь произошел известный перелом. Изучение веществ, вырабатываемых внутри клетки при участии определенных генов, развертывается сейчас все шире и шире (Кюн, 1937; Геммерлинг, 1934; Нейгауз, 1938; Caspari, 1933; Beadle and Ephrussi, 1937; Медведев, 1936, 1938, и др.). Эти вещества действуют внутри клетки либо распределяются по организму: диффузно или через сосудистую систему (растения) или через кровь (животные).

Путем введения в генотип организма добавочных мутантных генов было выяснено, что в большинстве случаев рецессивные мутантные гены вырабатывают те же вещества, что и их нормальные аллеломорфы, и действие их оказывается лишь более слабым, однако в ряде случаев мутантный аллеломорф вызывает качественно иные, ранее в организме, повидимому, не протекавшие процессы, ведет к выработке совершенно новых веществ. Если вырабатываемые при участии определенных генов вещества распространяются по организму, то их оказывается возможным экстрагировать и ближе изучить их природу. Наибольшие успехи сделаны в изучении некоторых веществ, влияющих на окраску глаз у дрозофилы и окраску глаз, семенников, кожи гусеницы и ряда других признаков у моли Ephestia Kühniella. Установлено, где вырабатываются соответствующие активные вещества у этих насекомых. У эфестии их выделяют семенники, яичники, мозг, у дрозофилы — глаза, жировые тела, мальпигиевы трубки. Наиболее хорошо изученные вещества—вещество A у эфестии и вещество v^+ у дрозофилы — вырабатываются лишь при наличии в генотипе соответствующего доминантного гена, у рецессивных же особей они отсутствуют.

По характеру своего действия и активности вещества эти могут быть отнесены к гормонам. Одного грамма вещества называемого v^+ было бы, например, достаточно для стимулирования выработки пигмента, по крайней мере у 4 200 000 мух. Химические свойства этих «геногормонов» и их большой молекулярный вес (равный 400—600) говорят о том, что они представляют собой сложные аминокислоты (Tatum and Beadle, 1938).

2. Изменчивость гена

Гены, обеспечивая наследственность, однако, не остаются абсолютно постоянными, неизменными. Представление о неизменности гена столь же чуждо современной генетике, как и представление о «генах — кусочках признаков», хотя, как и это последнее, оно упорно навязывается ей противниками хромосомной теории наследственности. Любой ген может измениться в качественном отношении, происходит мутация, благодаря которой изменяется и развитие организма.

Скачкообразное изменение структуры гена, приобретение им нового качества (мутация) происходит, повидимому, как вследствие изменения внешней среды, так и в результате каких-то процессов, происходящих внутри клетки и хромосомы. Мутации отдельных генов происходят, как было доказано многочисленными опытами, сравнительно редко: редкость

мутаций отдельных генов необходима с эволюционной точки зрения. Только в этом случае может осуществляться наследственная передача из поколения в поколение тех или других полезных особенностей, сохранившихся благодаря естественному отбору. Естественный отбор был бы бессилен, если бы каждый ген качественно менялся в каждом поколении, а тем более при каждом клеточном делении. В этом случае любое полезное приспособление, подхваченное отбором, исчезало бы в следующем поколении и отбор шел бы все время впустую.

Так как каждая хромосома содержит сотни генов, и в каждой клетке содержится обычно много хромосом, то общая мутационная изменчивость генотипа несравненно больше, чем мутационная изменчивость отдельного гена. Прибавим, что от нас ускользает большинство слабо отражающихся на развитии изменений генов, так называемых «малых мутаций». Между тем они, повидимому, происходят значительно чаще, чем крупные, легко заметные изменения. Работая с львиным зевом, Баур (Baur, 1924) нашел, что у этого растения спонтанно возникает до 10% «малых» мутаций.

Тимофеев-Ресовский (Timopheeff-Ressovsky, 1935) и Керкис (1938) показали, что под влиянием рентгеновских лучей у дрозофилы возникает значительно больше слабо отражающихся на жизнеспособности наследственных изменений, чем летальных и полулетальных мутаций. Работы последних лет показали, что частота спонтанных мутаций в природных популяциях дрозофилы гораздо выше, чем это ранее предполагалось. На основании всех этих данных вырисовывается картина весьма интенсивного мутационного процесса в природе. Исходя, например, из данных Оленова и Хармац (1938) и Керкиса, можно рассчитать, что около 40% гамет дрозофилы в природе должны нести вновь возникшие мутации.

Многие исследователи показали, что мутационный процесс поставляет огромный материал для действия естественного отбора, любой вид все время буквально насыщается мутациями самого различного характера. В естественных популяциях дрозофилы насыщенность эта характеризуется цифрами порядка 50—70% особей гетерозиготных по тем или иным мутациям (Dobzhansky, 1937). Среди этих мутаций, на ряду с «вредными», имеются и «полезные» мутации, подхватываемые естественным отбором.

В ряде случаев удалось непосредственно проследить, как та или другая мутация, оказавшаяся полезной в борьбе за существование, вытесняет остальных не изменившихся особей, постепенно распространяясь на весь вид. Здесь достаточно будет указать хотя бы на данные Куэйля по возникновению и распространению резистентных к окуриванию мутаций у Coccidae, вредящих цитрусовым насаждениям в США (Dobzhansky, 1937).

* * *

Изложенные здесь представления о роли хромосом и различных их частей в развитии и наследственности разделяются, конечно, не всеми современными исследователями. Не затрагивая взглядов по этому вопросу откровенных виталистов, остановимся на некоторых возражениях, исходящих от исследователей, стоящих на материалистических позициях и потому заслуживающих большего внимания. Возражения эти можно разделить на две группы: 1) возражения против хромосомной теории наследственности в целом и 2) возражения против дифференциации хромосомы на структурно самостоятельные гены.

Наиболее резкая и получившая широкую известность критика хромосомной теории исходит от акад. Т. Д. Лысенко и его сотрудников.

Акад. Лысенко по существу отрицает дифференциацию клетки в отношении наследственности. Так, например, он пишет:

«В развивающемся организме, получившем свое начало из зиготы, появляются все новые и новые признаки, свойства и качества, в том числе и новое содержимое клеток. Это содержимое, как правило, бывает непохожим на вещество той клетки, из которого развились новые клетки. Даже отдельные химические элементы этих новых веществ могли не быть в веществе старых, предыдущих клеток, из которых развились новые.

Они (химические вещества) появились в клетках путем ассимиляции пищи из других клеток, а те, в свою очередь,—из других и т. д. вплоть до всасывания корнями растений минеральных веществ и поглощения углерода из воздуха.

После всего этого не трудно притти к выводу, что в организме, а это значит и в отдельных его клетках (в том числе и в половых клетках), нет того специфического вещества, которое генетики называют веществом наследственности. Организм, или исходная половая клетка, сам по себе является наследственной основой будущего организма. Не в нем находится отдельное вещество наследственности — он сам и есть наследственность» (Лысенко, 1936).

На том основании, что состав и свойства развивающегося организма меняются, Лысенко утверждает, что только половая клетка или даже организм в целом является наследственной основой будущего организма. По существу это означает полное отрицание правомерности выделения в клетке частей, имеющих различное значение в наследственности, хотя в последнее время Лысенко снова и снова подчеркивает, что «различные органеллы клетки — разнозначимы». Нужно отметить, что только о неравнозначимости различных элементов клетки, а отнюдь не о присутствии в клетке какого-то «неживого» «вещества наследственности» и говорят генетики.

Поскольку оплодотворенное яйцо заключает в себе все, что новый организм получает от своих родителей, постольку оно, конечно, является «наследственной основой» организма и это стало очевидно уже к 1879 г., когда было окончательно выяснено, что и у животных и у растений оплодотворение заключается в слиянии двух половых клеток, и что зародыш развивается из одной клетки — оплодотворенного яйца. Однако исследователь, ограничивающийся констатацией этого факта и отказывающийся от более глубокого изучения явлений природы, попадает в положение высмеянного Энгельсом искателя «подлинных непреходящих истин», который «должен будет довольствоваться тривиальностями, вроде: все люди должны умереть, все самки млекопитающих имеют молочные железы и т. д.; он даже не будет иметь права сказать, что пищеварение у высших животных совершается с помощью желудка и кишечного канала, а не с помощью головы, ибо для пищеварения необходима централизованная в голове нервная деятельность» (Энгельс, Анти-Дюринг).

Естественно, что, стоя на подобных позициях и никак не увязав свою теорию с данными современной цитологии о строении клетки и процессах гаметогенеза и оплодотворения, Лысенко не может объяснить экспериментально установленных, объективных закономерностей наследственности.

Пытаясь объяснить очевидный факт различия между половыми клетками одной особи, он пишет:

«...если данные клетки, прямо или косвенно участвующие в образовании — развитии—половых клеток, при впитывании, ассимиляции одной пищи, одних условий могли превращаться, видоизменяться в направлении получения половой клетки данного качества, то при впитывании другой пищи (которую они также могут впитывать) превращаются, видоизменяются в том направлении, в результате которого получается половая клетка другого качества» (там же, стр. 79). Далее: «Все это еще раз

подтверждает наше предположение, что у данного организма из всех его возможных вариантов развития, как органов, признаков, так и половых клеток, определяющими конкретный результат индивидуального развития, в том числе и конкретный результат развития относительно разного качества половых клеток, всегда являются внешние условия» (там же, стр. 79).

Естественно, что такие представления могут завести исследователя только в тупик, что и имеет место в действительности. Придавая решающее значение питанию половых клеток как фактору, порождающему различия между ними, Лысенко не в состоянии ответить на вопрос, почему же различия в питании половых клеток не приводят к расщеплению в потомстве гомозигот. Пытаясь объяснить, исходя из своей теории, расщепление в потомстве гибридов, акад. Лысенко уже не может ограничиться предположением о решающей роли питания в определении качества половых клеток и ссылается на многообразие «возможных вариантов развития» гибридов. Однако эти «возможные варианты развития» остаются у него совершенно абстрактным понятием. Он никак не связывает их со структурой клетки и потому остается совершенно непонятным, почему же организм, гетерозиготный по одному гену, образует половые клетки лишь двух сортов, подобные половым клеткам обоих родителей, и не образует половых клеток, промежуточных по своим «возможностям развития». Точно так же Лысенко не может объяснить и определенных числовых соотношений, наблюдающихся в потомстве гибрида, не может объяснить таких широко распространенных форм наследования, как наследственность, сцепленная с полом, сцепление признаков друг с другом, не объясняет закономерностей определения пола и различных их модификаций и т. д. и т. п.

Другая группа возражений направлена против теории гена. Наиболее серьезной является, конечно, критика представлений о гене, данная Гольдшмидтом (1938), который на основании ряда открытых в последние годы фактов поставил под сомнение представление о гене, как о единице наследственности. Факты эти сводятся прежде всего к установлению широкой распространенности явления «эффекта положения», т. е. зависимости действия гена от его положения в хромосоме, и к открытию существования мельчайших, стоящих на границе видимости, перестроек хромосом, вызывающих видимый эффект, не отличимый от эффекта генных мутаций (Muller, Prokofyeva and Raffel, 1935). Эти два явления сделали практически невозможным различение генных мутаций и мелких перестроек хромосом и позволили Гольдшмидту предположить, что всякая перестройка хромосомы эквивалентна генной мутации. Согласно его точке зрения, в хромосоме нет резких границ между «генами» и «негенными» участками, хотя она и дифференцирована качественно по своей длине, и изменение структуры разных ее участков приводит к изменению различных признаков организма.

Под сомнение ставится, следовательно, не самый факт структурной дифференциации хромосомы, а лишь принимавшаяся до настоящего времени степень дискретности ее структуры. Единицей в явлениях наследственности и наследственной изменчивости становится не ген, а хромосома, геном же в этом случае можно называть любой измененный участок хромосомы.

Представления Гольдшмидта не являются общепринятыми и встречают ряд серьезных возражений. Не вдаваясь в подробное рассмотрение этого вопроса, можно отметить следующие соображения. Во-первых, на основании одного фенотипического сходства наследственных изменений еще нельзя утверждать, как это делает Гольдшмидт, что и причины их тождественны. Во-вторых, теоретически невероятно, чтобы сложные белковые структуры, какими являются хромосомы, изменялись лишь в одном измерении, только линейно. В-третьих, для того, чтобы линей-

ные перестройки приводили к изменению биохимических свойств хромосом, нужно, чтобы эти последние были уже ранее линейно дифференцированы, как же возникает эта дифференциация хромосом в эволюции с точки зрения Гольдшмидта, непонятно.

Наконец, сохранение хромосомами, перестроенными в результате различных аберраций, способности к самовоспроизведению и притяжению себе подобной хромосомы говорит о том, что эти свойства определяются структурой отдельных элементов хромосомы, а не структурой ее как целого. Действительно, если определенное свойство сохраняется при самых разнообразных изменениях структуры, то ясно, что оно не может определяться ею как целым, но определяется структурой каких-то ее элементов, сохраняющихся при всех перестройках в целости.

Гольдшмидтовское отрицание гена как «единицы наследственности» воспринимается иногда как отрицание функциональной дифференциации хромосомы. Хромосомы признаются элементами клетки, играющими основную роль в явлениях наследственности, теория же гена объявляется метафизичной попыткой спроэцировать организм на хромосомы. Мы уже указывали, что последнее обвинение основано на неправильном понимании генетических представлений об отношении генов к признакам, и потому не будем больше возвращаться к этому вопросу.

В то же время отрицание функциональной дифференциации хромосомы по ее длине при одновременном признании ведущей роли хромосом в наследственности было бы вопиющей непоследовательностью. В самом деле, признание особой роли хромосом в наследственности свидетельствует о признании правильности доказательств, приводящих к этому выводу.

Однако доказательства неравнозначности различных частей хромосом в отношении наследственности в принципе ничем не отличаются от доказательств неравнозначности в этом отношении плазмы и ядра или разных хромосом в пределах ядра.

Во всех этих случаях устанавливается причинная связь между изменениями и распределением в потомстве определенных клеточных элементов и соответствующими изменениями и распределением в потомстве признаков организма. Если эти доказательства убедительны, когда речь идет о целых хромосомах, то они не могут быть неубедительными и в отношении отдельных их частей. Следовательно, положение о функциональной дифференциации в пределах хромосомы, находящее свое выражение в теории линейного расположения генов в хромосоме и в генетических картах хромосом, обосновано отнюдь не меньше, чем положение о генетической неравнозначности ядра и плазмы и отдельных хромосом в пределах ядра.

Остановимся, наконец, еще на «опровержении» существований генов академиком Шмуком. Шмук (1939) попытался построить схему химического строения хромосомы, взяв, конечно, за основу генетическое представление о ее дифференциации по длине. В соответствии с этим он предположил, что хромосома представляет собой полипептидную цепь, «разнохарактерные функциональные группы» которой разделены группами NH_2. «Специфическое постоянство строения» этой цепи приводит «к известному постоянству течения основных химических реакций, происходящих в клетках, а следовательно, и к постоянству конечных продуктов этих реакций». Отсюда Шмук делает вывод, что определяемое постоянством течения химических процессов постоянство «форм и свойств организмов может вполне объясняться указанным строением генонемы, без привлечения к этому объяснению особых специальных генов». Нечего и говорить, что никакая гипотеза о химической природе постулируемых генетиками структурных элементов хромосомы-генов не может ни доказать, ни опровергнуть их существования, поскольку она представляет собой лишь химическую перефразировку генетических представлений.

Плазматическая наследственность и клетка как целое в наследственности

Рассмотрев значение для наследственности ядерных элементов, остановимся теперь на роли второй существенной части клетки — цитоплазмы. Опыты показали, что в ряде случаев наследственные различия оказываются связанными и с различиями в цитоплазме. Поэтому в предыдущем изложении мы и говорили о хромосомах лишь как о ведущих, но не единственных факторах наследственности.

Рассмотрим теперь опытные данные по плазматической наследственности.

1) Почти вся плазма оплодотворенного яйца имеет материнское происхождение. Однако не всякая материнская наследственность говорит о наличии стойкой плазматической наследственности. Яйцо представляет собой частицу материнского организма, и плазма неоплодотворенного яйца дифференцируется под влиянием генотипа матери. Поэтому естественно ожидать, что структура плазмы яйца может повлиять на развитие зародыша, в особенности на первых его стадиях, в материнском направлении. Подобное влияние, обычно ограничивающееся одним поколением, носит название «материнского эффекта».

Известно много случаев «материнского эффекта». Сюда относятся наследование направления завитка раковин у улиток; наследование числа поколений в год у тутового шелкопряда; наследование скорости дробления и пигментации яйца у гибридов морских ежей и гибридов рыб и многие другие случаи.

Материнский эффект, пока он не простирается далее одного поколения, не говорит еще о существовании плазматической наследственности, так как он сводится собственно лишь к отражению на развитии данного организма действия генотипа его матери. В ряде исследований удалось точно установить, что под влиянием хромосом изменяется плазма яйца и это изменение оказывает влияние на следующее поколение (Kühn, Caspari und Plagge, 1935, и др.).

2) Есть не мало фактов передачи признаков по материнской линии в течение целого ряда поколений. Сюда относятся прежде всего случаи пластидной наследственности (пестролистность у ночной красавицы, энотеры и других растений — см. Correns, 1928; Renner, 1934, и др.).

Пластиды у растений происходят лишь из пластид и сохраняют свою структуру в течение многих поколений. Являясь таким образом достаточно автономными и константными, пластиды имеют тем не менее только ограниченное значение в наследственности. Роль пластид как наследственных факторов связана исключительно с развитием пигмента, в частности хлорофилла, т. е. с одной из основных функций, которую они несут в растительном организме. Наличие или отсутствие хлорофилла вместе с тем в очень большой степени зависит от внешних условий развития и от генотипа растения.

3) У ряда организмов были обнаружены случаи плазматической наследственности, связь которых с какими-нибудь определенными структурными элементами плазмы не выяснена до настоящего времени.

У животных, главным образом у одноклеточных, известны так называемые «длительные модификации», т. е. вызванные внешними воздействиями изменения, сохраняющиеся в нескольких поколениях, постепенно затухая. Так, длительные модификации были найдены Иоллосом и др. у простейших; Вольтереком у дафний; Дюркеном у бабочек; Пшибрамом у мышей. Однако почти все случаи длительных модификаций у многоклеточных животных, в частности данные Дюркена и Пшибрама, в настоящее время оспариваются многими учеными (Hämmerling, 1929).

У растений, помимо длительных модификаций, известны также и случаи более стойкой передачи определенных признаков или свойств

по материнской линии. Так, Веттштейн наблюдал подобную наследственность при межвидовых скрещиваниях мхов; Михаэлис и его сотрудники при скрещиваниях внутри рода кипрейчая (Epilobium); Сиркс у фасоли и т. д. Возможно, что изменения в плазме при длительных модификациях и при стойкой материнской наследственности имеют одинаковую природу, так как нельзя провести между ними резкой границы.

Так или иначе, но опыты показывают, что в цитоплазме имеются элементы, сохраняющие при размножении клетки свою специфичность. Что это за элементы, мы сейчас не знаем. Дарлингтон, называя их «плазмагенами» и придавая им довольно большое значение в наследственности, предполагает, что это протеиновые молекулы или их аггрегаты.

Изучение плазматической наследственности затрудняется тем, что она обнаруживается в большинстве случаев только при сравнительно отдаленных скрещиваниях и касается преимущественно признаков количественного или физиологического характера, как размеры всего организма или его частей, интенсивность пигментации, проницаемость плазмы и т. д. При наиболее обычных скрещиваниях близко родственных форм наследственные различия определяются почти всегда только различиями в хромосомах.

Это отнюдь не означает того, что признаки видов и разновидностей эволюционируют иначе, чем признаки родов и более отдаленных систематических категорий. Гольдшмидт предполагает, что обнаружение плазматической наследственности при отдаленных скрещиваниях объясняется лишь тем, что структура плазмы одного вида, выработавшаяся под влиянием его генотипа, не может быть сразу изменена под влиянием генов другого вида. Различия в плазме здесь значительно больше, чем различия в плазме у близко родственных форм. Пример длительных модификаций показывает, что даже изменения в плазме, возникшие на наших глазах под влиянием внешних условий, бывают иногда весьма стойкими, лишь постепенно исчезая под влиянием генотипа.

* * *

Характерными чертами плазматической наследственности являются, во-первых, ее в основном материнский характер, во-вторых, относительная нестойкость изменений плазмы и, в-третьих, наличие заметных плазматических различий, главным образом при сравнительно отдаленных скрещиваниях. Все эти особенности должны быть объяснены с эволюционной точки зрения.

Естественный отбор создает приспособления организмов к окружающей среде. Понятно, что результативность естественного отбора в первую очередь зависит от того, насколько стойкими являются те изменения, которые подхватываются отбором, в какой мере они сохраняются в следующих поколениях. Развиваясь из одной клетки, любое животное и растение проходит через ряд сложных стадий, растет и дифференцируется на различные органы и ткани. Процесс развития есть процесс непрерывного изменения, а между тем для сохранения вида половые клетки каждого поколения должны быть в основном сходны с половыми клетками предыдущего поколения. Клетка должна быть относительно устойчивой, ибо только в этом случае возможна наследственность и может действовать естественный отбор.

Клетка вместе с тем должна быть изменчивой, пластичной, ибо без изменения клетки невозможна жизнь, невозможно развитие организма. Дифференциация клетки на более константное ядро и менее константную плазму непосредственно связана, таким образом, с одним из основных противоречий, заложенных в органическом мире,— отмеченным Энгельсом противоречием между наследственностью и индивидуальным развитием, индивидуальным приспособлением (Ф. Энгельс, Диалектика природы).

Совершенно естественно, что изменения ядра и зависящие от них изменения в развитии организма служат основной базой для действия естественного отбора. Плазматические изменения редко сохраняются в следующих поколениях, так как плазма слишком легко изменяется. Это позволяет нам понять, почему плазматическая наследственность слабо распространена. Этим объясняется также, почему ядро сохраняется полностью в мужских и женских половых клетках, а плазма в спермиях большинства растений и животных остается только в незначительном количестве. С этим связан и материнский характер большинства случаев плазматической наследственности. Передача же признаков только по материнской линии крайне затрудняет естественный отбор, так как самцы полностью выпадают из сферы действия отбора. По словам Дарлингтона, плазматическая наследственность является не помощью, а препятствием для адаптации. В пользу этого предположения говорит также и редкость контролируемых цитоплазмой различий в пределах мелких систематических единиц. Различие между ядром и плазмой углублялось в ходе эволюции. Мы находим более стойкое, более константное ядро и изменчивую, непостоянную плазму уже у одноклеточных форм, но здесь плазматическая наследственность играет, повидимому, еще довольно значительную роль. У животных «ограничение» роли плазмы в наследственности зашло дальше, чем у растений: у высших животных плазматическая наследственность обнаруживается особенно редко. Однако нужно помнить, что в эволюционном процессе вырабатывались не отдельно «константное» ядро и «пластичная» плазма, а создавалась сложная клеточная система.

Имея ведущее значение в наследственности и развитии, ядро осуществляет свои функции на основе теснейшего взаимодействия различных частей клетки. Константность самого ядра оставалась также относительной, так как на основе изменений в структуре ядра действует естественный отбор. Мутационную изменчивость ядра мы находим у всех без исключения организмов, имеющих ядро, причем противоречие между изменчивостью и постоянством ядерных структур привело к сложнейшей дифференциации ядра на хромосомы и гены, способные мутировать, изменять свою структуру без одновременного изменения других хромосом и генов.

Таким образом сложная дифференцированная система — клетка как целое — обеспечивает наследственность, обеспечивает развитие, обеспечивает возможность совершенствования органических форм. Выполняя различные функции в развитии и наследственности, ядро и плазма остаются связанными, неотделимыми частями каждой клетки.

Заключение

Генетика, как одна из биологических наук, изучает определенную форму движения материи — явления наследственности и изменчивости. В основе закономерностей наследственности должны лежать совершенно определенные процессы, совершенно конкретные движения конкретных материальных структур. Открытие клетки и процессов оплодотворения было первым шагом научного познания явлений наследственности. Это открытие показало, что материальной основой наследственности являются половые клетки. Дальнейшие исследования цитологов и генетиков вскрыли морфологическую и функциональную дифференциацию внутри клетки. Мы теперь твердо знаем, какие материальные структуры связаны с явлениями наследственности и какие именно формы их движения обусловливают законы наследственности. Важнейшим результатом развития генетики было установление относительной роли ядра и плазмы и доказательство ведущего значения важнейших ядерных структур — хромосом — в наследственности и индивидуальном развитии.

Открытие и изучение таких процессов, как митоз, конъюгация хромосом и перекрест, редукционное деление и оплодотворение, по-

зволили материалистически объяснить законы наследственности и выяснить в основном, каковы взаимотноошения между различными внутриклеточными структурами.

Наши знания об изменчивости и наследственности, конечно, далеки от совершенства. Как и перед всякой живой наукой, перед генетикой возникают все новые и новые вопросы, требующие разрешения, а установившиеся представления в свете новых фактов меняются.

Однако, если экспериментальная база какого-либо научного обобщения верна, то оно не может быть просто отброшено. В свете новых научных открытий оно лишь развивается и видоизменяется. Такими научными обобщениями в генетике являются хромосомная теория наследственности и теория гена, являющаяся дальнейшим ее развитием. Они уже претерпели известную эволюцию: представление о монополии ядра в наследственности сменилось современным представлением о его ведущей роли и тесном взаимодействии с плазмой в процессах развития. Представление о гене как о частице, независимой в своем действии от других таких же частиц и прямо соответствующей определенному признаку, уступило место представлению о зависимости действия гена от его положения в хромосоме и о последней как о функционально целостной системе. Оказалось совершенно несостоятельной и была оставлена некогда широко распространенная теория присутствия-отсутствия. Ген стал рассматриваться как один из многих внутренних факторов развития данного признака, действующий во взаимодействии с остальным генотипом и с факторами внешней среды. Автогенетические представления о независимости мутационного процесса от внешних воздействий сменились убеждением в его тесной зависимости как от физиологии организма, так и от факторов внешней среды. В настоящее время в порядок дня поставлен вопрос о степени структурной самостоятельности гена, степени структурной дискретности хромосомы. Перечень изменений, происшедших в генетических представлениях, конечно, легко можно было бы продолжить. Эти изменения представляют результат развития науки и нет сомнения, что генетические концепции и впредь будут изменяться. Однако, при всей движимости науки те ее положения, которые правильно отражают объективную действительность, с течением времени не только не заменяются другими, но, наоборот, приобретают все большую очевидность и из разряда теорий переходят в разряд фактов.

Мы не сомневаемся, что наши представления о физико-химической структуре хромосом, степени их дискретности, механизме их размножения, действии в развитии организма и т. д. еще чрезвычайно несовершенны и, возможно, полны ошибок, однако лежащее в их основе убеждение в функциональной дифференциации клетки в отношении наследственности, дифференциации не только на плазму и ядро, не только ядра на хромосомы, но и каждой хромосомы на мельчайшие участки, играющие различную роль в развитии и наследственности,— это убеждение из разряда теорий уже перешло в разряд строго обоснованных фактов.

Хромосомная теория наследственности является одной из самых молодых и вместе с тем плодотворных теорий в биологии. Эта теория материализовала наши представления о наследственности, тесно связав их с изучением клетки и ее важнейших структур. Хромосомная теория наследственности подвела прочный фундамент под теорию естественного и искусственного отбора и тем самым вошла как необходимая составная часть в дарвинизм.

Институт генетики и Институт цитологии,
гистологии и эмбриологии
Академии Наук СССР
Москва
Поступило 9.III.1940

ЛИТЕРАТУРА

1. Астауров Б. Л., Опыты по экспериментальному андрогенезу у тутового шелкопряда, Биол. журн., т. VI, № 1, 1937.
2. Бельговский М. Л., Влияние инертных районов хромосом на частоту и характер изменений в соседних с ними активных участках, Изв. Акад. Наук, сер. биол., № 5—6, 1938.
3. Геммерлинг И., Морфогенетические и генетические основы формообразования у зонтичной водоросли Acetabularia, Успехи соврем. биологии, т. IV, в. 2, 1934.
4. Герасимова Е. Н., Гаплоидное растение Crepis tectorum, полученное экспериментально, Биол. журн., т. X, № 3, 1936.
5. Дубинин Н. П. и Сидоров Б. Н., Зависимость действия гена от его положения в системе, Биол. журн., т. 3, 307—331, 1934.
6. Керкис Ю. Я., Частота мутаций, влияющих на жизнеспособность Drosophila melanogaster, Изв. Акад. Наук, сер. биол., № 1, 1938.
7. Кольцов Н. К., Генетика и физиология развития, Биол. журн., т. 3, вып. 2, 1934.
8. Кольцов Н. К., Роль гена в физиологии развития, Биол. журн., т. 4, вып. 5, 1935.
9. Кюн А., Исследования способов действия наследственных задатков, Успехи совр. биологии, 4, 1937.
10. Лысенко Т. Д., О внутрисортовом скрещивании растений самоопылителей, Соц. реконстр. сел. хоз., № 10, 1936.
11. Лысенко Т. Д., Переделка природы растений, Сельхозгиз, М., 1937.
12. Меллер Г. Г., Геккель и генетика, Природа, № 10, 128—133, 1936.
13. Меллер Г. Г. и Прокофьева А. А., Хромонема инертного района Х-хромосомы Drosophila, ДАН СССР, 1, № 9, 1935.
14. Морган Т. Г., Экспериментальные основы эволюции, Биомедгиз, 1936.
15. Нуждин Н. И., Влияние «инертных» районов хромосом на проявление мозаичных признаков, ДАН СССР, т. XXII, № 9, 1939.
16. Оленов Ю. М. и Хармац И. С., Динамика генного состава природной популяции Drosophila melanogaster, ДАН СССР, XIX, № 5, 1938.
17. Поляков И. М., Выступление на совещании по вопросам генетики и селекции, Под знаменем марксизма, № 11, 1939.
18. Прокофьева-Бельговская А. А., Цитологический механизм мозаичности и возникновения хромосомных перестроек, ДАН СССР, XXII, № 5, 1939.
19. Прокофьева-Бельговская А. А., Инертные районы внутренних частей Х-хромосомы, Известия Акад. Наук, сер. биолог., № 3, 1939.
20. Прокофьева-Бельговская А. А. и Хвостова В. В., Распределение разрывов в Х-хромосоме Drosophila melanogaster, ДАН СССР, XXIII, № 3, 1939.
21. Сидоров Б. Н., Мутабильность yellow, achaete и $scute^{8}$ в линиях $scute^{8}$ и $yellow^{3P}$, Биол. журн, т. 5, 3—26, 1936.
22. Энгельс Ф., Анти-Дюринг, 1934.
23. Тиняков Г. Г., Об инертных частях и общей морфологии хромосом слюнных желез, Биол. журн., т. 5, в. 5, 1936.
24. Шмук А. А., Схема химического строения хромосом, ДАН СССР, XXII, № 6, 1939.
25. Barigozzi C., Primo contributo alla conoscenza di alcuni componenti dei chromosomi, Z. Zellforsch., 26, 1937.
26. Beadle C. W. a. Ephrussi B., The differentiation of eye pigments in Drosophila as studied by transplantation, Genetics, 21, 1936.
27. Beadle C. W. a. Ephrussi B., Development of eye colors in Drosophila: diffusible substances and their interrelations, Genetics, 22, 76—86, 1937.
28. Caspari K., Uber die Wirkung einer pleiotropen Gens bei der Mehlmotte Ephestia kühniella, Arch. Entw. mech., 130, 1933.
29. Caspersson T., The distribution of Protein and Nucleic Acid in Chromosomes, Naturwiss., 24, 1936.
30. Caspersson T. and Schultz J., Nucleic acid metabolism of the chromosomes in relation to gene reproduction, Nature, v. 142, № 3589, 294—295, 1938.
31. Dobzhansky T., Genetics and the origin of species, 1937.
32. Dobzhansky T., Genetics of natural populations, Biol. Reviews, 1939.
33. Goldschmidt R., Physiological Genetics, New York and London, 1938.
34. Hämmerling, Dauermodifikationen, Handb. d. Vererbungswiss., 1929.
35. Heitz E., Das Heterochromatin der Moose, I. Jahrb. f. Wiss. Bot., 69, 1928.
36. Heitz E., Über totale und partielle somatische Heteropyknose sowie strukturelle Geschlechtschromosomen bei Drosophila funebris, Z. Zellforsch., 19, 1933.
37. Heitz E., Die somatische Heteropyknose bei Drosophila melanogaster und ihre genetische Bedeutung, Z. Zellforsch., 20, 1933.
38. Kühn A., Caspari E. u. Plagge E., Über hormonale Genwirkungen bei Ephestia kühniella, Nachr. Ges. Wiss, Gött., 2, 1935.
39. Mackensen O., Locating genes on salivary chromosomes, J. Hered., 26, 1935.
40. Mazia D. and Jaeger L., Nuclease Action, Protease Action and Histochemical Tests on Salivary Chromosomes of Drosophila, Proc. Nat. Ac. Sci., v. 25, 1939.
41. Muller H. and Painter T., The differentiation of the sex chromosomes of Drosophila into genetically active and inert regions, Zeit. f. Ind. Abst. u. Vererbgsl., 62, 1932.

42. Muller H. a. Prokofyeva A. A., The individual gene in relation to the chromomere and the chromosome, Proc. Nat. Ac. Sci., 21, 1933.
43. Muller H. J., Prokofyeva A. A. and Raffel D., Minute intergenic rearrangement as a cause of apparent gene mutation, Nature, 135, 253—255, 1935.
44. Painter T., Salivary Chromosomes and the Attack on the Gene, J. Hered., 25, 465—478. 1934.
45. Sturtevant A. H., A further study of the so-called mutation at the bar locus of Drosophila, Genetics, 13, 401—409, 1928.
46. Tatum E. L. and Beadle G. W., Development of eye colors in Drosophila: some properties of the hormones concerned, J. gener. Physiol., 22, 239—253, 1938.
47. Timoféeff-Ressovsky N. W., Auslösung von Vitalitätsmutationen durch Röntgenbestrahlung bei Drosophila melanogaster, Nachr. Ges. Wiss., Gött., I, 1935.
48. Wrinch D. M., On the molecular structure of chromosomes, Protoplasma, 25, 550—569, 1936.

M. L. BELGOVSKY, V. S. KIRPICHNIKOV and A. A. PROKOFYEVA-BELGOVSKAYA.

ORGANIZATION OF THE CELL AND THE CHROMOSOME THEORY OF HEREDITY

SUMMARY

The structural differentiation of the cell and its bearing on the phenomena of inheritance are discussed.

New data are reviewed concerning the differentiation of chromosomes into euchromatic and heterochromatic parts, and the possible role of heterochromatic parts in chromosome variability is suggested.

A brief review is given of the data on correspondence between the chromosome behaviour and the mode of character inheritance, which constitute the proof of the functional differentiation of the cell into parts playing different role in development and heredity.

The relation of genes to characters is discussed and an attempt is made of elucidating the real meaning of some genetic conceptions and interpreting genetic terminology.

The evolutionary significance of the relative stability of the gene is stated and a rough estimates of the whole genotype- and population variability is given.

Data on plasmatic inheritance are reviewed and the adaptive significance of the differentiation of the cell into a stable nucleus and labile cytoplasm is emphasized.

Some criticisms of the chromosome theory of heredity and of the gene concept as presented in this paper are discussed.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1940
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

В. П. ЭФРОИМСОН

ИЗМЕРЕНИЕ СКОРОСТИ МУТАЦИОННОГО ПРОЦЕССА У ТУТОВОГО ШЕЛКОПРЯДА

(*Представлено академиком* И. И. Шмальгаузеном)

I. Материал и метод

Как и у всех бабочек, у тутового шелкопряда гомозиготным полом являются самцы (XX), гетерозиготным — самки (XY). Поэтому при наличии сцепленной с полом летали в семье, в ней получается отношение полов 2♂:1♀, вместо 1♂:1♀. Анализируя частоту появления семей с искаженным таким образом отношением полов, автор (1932) пытался установить орентировочно частоту наличия, а отсюда и нововозникновения сцепленных с полом леталей. Однако отношения полов в семье могут сильно искажаться в пользу самцов в случаях повышенной смертности (самки менее жизнеспособны, чем самцы), и эти ориентировочные данные не могут претендовать на большую убедительность.

Наличие или отсутствие сцепленной с полом летали, убивающей эмбрион, можно установить, и не прибегая к обширным выкормкам. Если самец несет сцепленную с полом эмбриолеталь, то половина дочерей его от скрещивания с каждой самкой будет погибать еще в яйце. Самка тутового шелкопряда откладывает 500—800 яиц, при благоприятных условиях хранения и оживления дающих почти 100% выход гусениц, и гибель 25% яиц вместо нормальных 2—3% сразу бросается в глаза. Если самец, скрещенный несколько раз с неродственными самками, во всех этих скрещиваниях дал кладки с гибелью 25—30% оплодотворенных яиц, тогда как условия существования грены были вполне благоприятными (последнее условие устанавливается фактом почти 100% выхода гусениц из кладок, оплодотворенных другими самцами и находившихся в тех же самых условиях), то такая закономерно повышенная гибель может считаться убедительным доказательством наличия у самца сцепленной с полом летали.

Как мы увидим ниже, по частоте наличия леталей в X-хромосоме нетрудно рассчитать частоту их возникновения. Однако можно просто выделить из популяции семьи, родители которых не несли сцепленных с полом леталей (эти семьи опознаются по нормальному отношению полов 1♂:1♀), и исследовать, как часто у самцов этой семьи имеется сцепленная с полом леталь. Если анализ покажет, что самец, взятый из такой семьи, гетерозиготен по сцепленной с полом летали, то леталь возникла лишь во время гаметогенеза родителей самца, а не унаследована от отдаленных предков.

Эти предпосылки и продиктовали соответствующую схему опыта. Выкармливается некоторое количество семей, и самцы тех семей, в которых отношение полов оказалось нормальным (1♂:1♀), скрещиваются каждый с несколькими неродственными самками; кладки оживляются в оптимальных условиях, затем просматриваются и выделяются те самцы, которые дали во всех скрещиваниях с посторонними самками высокую

(>25%) смертность грены. Наличие летали у таких самцов может быть дополнительно легко проверено, если по одной из кладок каждого анализируемого самца оживить позже остальных. Тогда по результатам оживления первых двух-трех кладок можно установить, какие самцы (вероятно, очень немногие) подозрительны на гетерозиготность по сцепленной с полом летали. Запасные кладки от этих самцов можно не только оживить, но и выкормить. Просчет отношения полов в них окончательно докажет наличие или отсутствие леталей.

Необходимо отметить следующее обстоятельство. Обычно почти каждая кладка содержит некоторое количество неоплодотворенных яиц, сохраняющих желтый цвет. Незимующие яйца, в отличие от зимующих, также сохраняют желтый цвет в продолжение почти $^4/_5$ эмбрионального развития, и яйцо, погибающее в этот период, по цвету неотличимо от неоплодотворенного. Кладки, в которых много неоплодотворенной грены, отличаются тем, что желтые яйца обычно располагаются сплошными участками; по этому признаку неполно оплодотворенные кладки обычно можно отличить от кладок, в которых часть яиц погибла по разным причинам после оплодотворения. Если кладка не оплодотворена, то чаще всего не частично, а полностью.

Во избежание какой-либо субъективности в оценке, лишь те кладки, в которых попадалось по нескольку участков с 30 и более желтых яиц, считались неоплодотворенными, а все прочие кладки причислялись к оплодотворенным.

Предшествующий анализ показал, что и незимующие яйца, погибающие под действием эмбриолетали, обычно успевают потемнеть. Так, Эфроимсоном и Покровской (1936) было выделено 17 достоверных аутосомных эмбриолеталей. Яйца, погибшие под действием 15 из этих леталей, имели темную окраску, и лишь две летали давали мертвую грену желтого цвета. Кладки, в которых погибло от 0 до 5% отложенных яиц, относились к классу I, кладки с процентом гибели 5—10 — к классу II, 10—15 — III, 15—20 — IV, 20—25 — V, 25—30 — VI, 30—35 — VII и т. д. Благодаря хорошим условиям инкубации, подавляющее большинство кладок имело смертность в пределах 0—5% и реже 5—10% от общего количества отложенных яиц.

Кладки, оплодотворенные самцом, несшим какую-либо сцепленную с полом эмбриолеталь, должны давать более высокую смертность — порядка 25—35%.

На ряду с опытом измерения частоты возникновения леталей в X-хромосоме, был поставлен технически гораздо более сложный опыт измерения частоты возникновения таких же мутаций в аутосомах.

Если один из родителей семьи гетерозиготен по какой-либо аутосомной эмбриолетали, то эту леталь унаследует половина F_1 и полученные при инбридинге семьи F_1 кладки F_2 распадутся на нормальные, имеющие обычную смертность грены, и на «летальные» в отношении 3 нормальных кладки: 1 летальная. В летальных кладках гибнет сверх обычного количества еще около 25% яиц.

Если семья при инбридинге совсем не дает кладок с высокой смертностью или же реально недостаточное число их против ожидаемой четвертой части от всего количества полученных инбридингом кладок, то можно считать доказанным отсутствие эмбриолетали у обоих родителей семьи.

Легко рассчитать, что при оптимальных условиях оживления для анализа семьи на эмбриолеталь нужно не меньше 28 скрещиваний, ибо на 28 инбредных кладок при гетерозиготности одного из P по эмбриолетали ожидается $28 \cdot {}^1/_4 = 7$ «летальных» кладок, т. е. кладок со смертностью 25% грены сверх обычных 3—5%. Ошибка опыта $m = \mp \sqrt{\frac{7 \cdot 21}{28}} = 2{,}3$

и, таким образом, если ни в одной из 28 инбредных кладок F_2 смертность на стадии грены не превышает 20%, можно считать, что обе P-особи не были гетерозиготными по эмбриолеталям ($7:2{,}3>3$).

Измеряя концентрацию леталей в дальнейшем инбредном потомстве семей, свободных от леталей, можно выяснить частоту возникновения леталей в гамету за поколение. Схема опыта вырисовывается в следующем виде: испытуемые особи F_1, потомки родителей (P), свободных от леталей, скрещиваются; полученные от них кладки (F_2) выкармливаются, и из этих кладок получается инбридингом не менее чем по 28, желательно и больше, кладок F_3. Если полученные от какой-либо семьи F_2 кладки (F_3) распадутся на нормальные ($^3/_4$) и кладки летальные ($^1/_4$), то это будет доказывать, что либо исходный самец, либо исходная самка (F_1) были гетерозиготными по эмбриолетали.

Так как особи P не были гетерозиготными по эмбриолеталям, летали, обнаруженные у F_1-особей, можно будет отнести к возникшим в гаметогенезе особей P. Каждая проанализированная семья F_2 вскрывает, содержали ли эмбриолеталь четыре гаметы, из которых образовались самец и самка F_1, или нет. Таким образом число семей F_2, оказавшихся гетерозиготными по эмбриолеталям, деленное на учетверенное количество проанализированных семей F_2, дает частоту возникновения аутосомных эмбриолеталей в гамету за поколение.

II. Определение частоты возникновения леталей в X-хромосоме

В виду громоздкости экспериментальной части работы опыты измерения скорости мутационного процесса в X-хромосоме проводились в двух местах: автором [при исключительно ценной помощи Н. А. Покровской в САНИИШ (Ср.-Аз. н.-и. ин-т шелководства), Ташкент] и научным сотрудником Л. Я. Смотровой на Ферганской зональной станции.

а) Ташкентский опыт

Весной 1936 г. было выкормлено много кладок бивольтинных пород Аожику и Синтетическая. После просчета отношения полов в каждой кладке самцы из кладок с нормальным отношением полов были подвергнуты каждый четырехкратному спариванию с самками неродственных бивольтинных пород. После естественного оживления грены (большая часть кладок ожила летом 1936 г., но часть их ожила лишь весной 1937 г.) был произведен упрощенный учет жизнеспособности яиц во всех кладках. Из общего количества самцов, подвергнутых четырехкратному спариванию, только 1147 дали по 3 или 4 хорошо оплодотворенных кладки. Приведение материала по всем 1147 тройкам или четверкам кладок потребовало бы слишком много места. Но очень немногие самцы (всего 21) дали грену с суммарной смертностью во всех кладках, превышающей 15%.

Смертность в кладках, оплодотворенных этими самцами, колеблется очень резко, но нет ни одного самца, который дал бы в каждой своей кладке более 25% смертности.

Вариация всецело идет за счет желтых яиц и, таким образом, может быть отнесена не за счет гибели эмбрионов, а за счет плохого оплодотворения.

Таким образом можно утверждать, что ни один из 1147 исследованных самцов не нес сцепленной с полом летальной мутации или полулетальной мутации, понижавшей жизнеспособность эмбриона более, чем на 70%.

б) Ферганский опыт

В этой серии было проанализировано 260 самцов, взятых из 9 кладок Багдадской породы, с отношением полов 1:1 в каждой кладке, и кроме того, 452 самца, взятых из массовых партий пород Бивольтинная № 109, Бивольтинная № 106 и Оро. Эти 452 самца поэтому могли содержать не только летали, возникшие в гаметогенезе их родителей, но и унаследованные от более отдаленных предков. И здесь обнаружилось полное отсутствие самцов, которые во всех скрещиваниях давали бы больше 15% погибшей грены. В этом опыте учитывалась лишь гибель среди потемневшей грены. Однако большая часть эмбриолеталей, повидимому, не препятствует потемнению грены, и эти эмбриолетали в случае их появления были бы уловлены.

В опытах анализа самцов, взятых из кладок с правильным отношением полов, было установлено невозникновение эмбриолеталей в 2 (1147 + 260) = 2814 хромосомах; что касается 452 самцов, взятых из массовых партий, то, как нами уже указывалось, эти особи могли бы унаследовать эмбриолеталь и от отдаленных предков. Отсутствие среди этих самцов леталеносителей говорит о том, что эмбриолетали не возникали не только в гаметогенезе их родителей, но и в гаметогенезе более отдаленных предков.

Эти испытываемые самцы получили одну X-хромосому от матери и, следовательно, в этой хромосоме эмбриолеталь могла бы возникнуть лишь за одно поколение. Другая же X-хромосома, попадающая от отца, могла содержать эмбриолеталь, возникшую не только в гаметогенезе особи P-1, но, в меньшей мере, и в гаметогенезе особи P-2 и т. д. В среднем эта хромосома могла хранить эмбриолеталь три поколения.

Следовательно, самцы, взятые из массовых партий, анализируют каждый 4 хромосомо-поколения, а всего 452·4 = 1808 X-хромосом.

Таким образом на материале в 5400 с лишним скрещиваний устанавливается чрезвычайная редкость возникновения леталей в половой хромосоме тутового шелкопряда. На 4622 проанализированных X-хромосомы не найдено ни одной эмбриолетальной мутации.

III. Измерение частоты возникновения аутосомных эмбриональных леталей

Автором и Н. А. Покровской (1937) было показано, что почти четверть взятых из популяции особей содержат ту или иную эмбриолеталь. Намеченное экспериментальное исследование распадалось поэтому на три части:

а) выделение с помощью эмбриолетального теста ряда семей, не унаследовавших эмбриолетали от P-особей;

б) получение от особей F_1 возможно большего количества семей F_2;

в) эмбриолетальный тест семей F_2.

Материалом для опытов послужили линии синтетической бивольтинной породы, выкармливаемые в селекционных целях научным сотрудником САНИИШ К. Н. Рыловой. Основные данные анализа исходных линий и семей даны в табл. 1.

Как видно из табл. 1 и 2, из 7 исходных семей селекционных линий четыре семьи: B, C, D и 144, содержали эмбриолетали: семья C содержала леталь, убивающую яйцо после потемнения серозной оболочки, и леталь, убивающую еще не пожелтевшее яйцо, а семья B содержала леталь первого типа. Как показал дальнейший анализ, семья 144 содержала также сразу две эмбриолетали. Семьи A, D и I оказались свободными от эмбриолеталей: все 28 кладок линии A (d/m = 3,04), все 33 кладки линии D(d/m=3,3) и все 25 кладок линии I (d/m = 2,89), несмотря на инбридинг, имели нормальную жизнеспособность грены, близкую к 100%.

Таблица 1

Сводка данных анализа семей P, F_1, F_2. Оживление грены летом и осенью 1935 г., весной 1936 г.

Выкормки весной 1935 г.	F_1 Естественное оживление грены[1]		F_2 Выкормка семей летом 1935 г., полученная от нее грена большей частью ожила естественно)			F_3 Выкормка семей осенью 1935 г., естественное оживление полученной грены весной 1936 г.		
линия	число нормальных кладок	число летальных кладок	семья	число нормальных кладок	число летальных кладок	семья	число нормальных кладок	число летальных кладок
A	28	0	A-12+	26	0	А-12—6	11	7
			A-30+	31	1	А-12—13	14	0
			A-5	46	0	А-12—25	25	12
			A-21	46	0	(потомство семьи	—	—
			A-26	79	0	А-12, выкормленной	—	—
			A-27	62	16	летом 1935 г.)	—	—
			A-31	23	0		—	—
			A-42	33	0		—	—
B	30	9	B-3+	55	12	В-3—4	8	8
			B-16+	21	6	В-3—5	24	7
			B-18	38	12	В-3—6	12	3
			B-19	15	9	В-3—7	32	2
			B-23	29	0	(потомство семьи В-3, выкормлен. летом 1935 г.)	—	—
C	25	3	C-6+	24	5	—	—	—
			C-7+	30	0	—	—	—
			C-22	26	7	—	—	—
			C-26	27	0	—	—	—
			C-29	21	2	—	—	—
			C-32	52	13	—	—	—
			C-33	57	0	—	—	—
			C-9	30	0	—	—	—
D	33	0	D-31+	31	4	—	—	—
			D-33+	31	2	—	—	—
			D-1	60	0	—	—	—
			D-2	26	6	—	—	—
			D-4	49	0	—	—	—
			D-14	36	0	—	—	—
			D-16	35	0	—	—	—
			D-18	36	0	—	—	—
			D-20	47	0	—	—	—
			D-37	14	0	—	—	—
—	16	8	—	—	—	—	—	—
—	25	0	—	—	—	—	—	—
144	27	16	—	—	—	—	—	—

Линия А. 1935 г. и весна 1936 г. (P, F_1, F_2, F_3). Семья А была выкормлена весной 1935 г., инбридингом от нее было получено много кладок (28 нормальных, 0 летальных) и в конце лета 1935 г. в 8 из этих кладок

[1] Грена семей A, B, C, G, D ожила естественно летом 1935 г.; грена семей I и № 144 большей частью зимовала и ожила естественно весной 1936 г.

[2] Грена семей А-12, А-30, В-3, В-16, С-6, С-7, D-31, D-33, отмеченных крестиками, оживлялась искусственно и частью выкармливалась осенью 1935 г., тогда как грена остальных 23 семей оживала естественно весной 1936 г.

Таблица 2

Распределение инбредных кладок F_1, полученных от 7 аутбредных Р-семей, по проценту потемневших, но не оживших яиц

(естественное оживление; лето 1935 г. и весна 1936 г.)

№ семей	% погибших яиц										
	I 0—5	II 5—10	III 10—15	IV 15—20	V 20—25	VI 25—30	VII 30—35	VIII 35—40	IX 40—45	X 45—50	итого
A	25	3	—	—	—	—	—	—	—	—	28
B	28	2	0	1	3	4	1	—	—	—	39
C	19	3	3	0	3	—	—	—	—	—	28
D	28	5	—	—	—	—	—	—	—	—	38
G	14	0	0	0	2	3	1	1	1	—	24
I	11	13	1	—	—	—	—	—	—	—	25
№ 144	11	6	0	0	0	11	2	—	1	—	31
Итого	136	34	4	1	8	18	4	1	2	—	208

был проведен обширный инбредный папильонаж. Кладки двух семей А-12 и А-30 подверглись искусственному оживлению и проявили сплошь нормальную жизнеспособность (табл. 3).

Таблица 3

Распределение инбредных кладок, полученных от 8 инбредных семей, по проценту потемневших, но не оживших яиц (искусственное оживление; осень 1935 г.)

№ семей	% погибших яиц										
	I 0—5	II 5—10	III 10—15	IV 15—20	V 20—25	VI 25—30	VII 30—35	VIII 35—40	IX 40—45	X 45—50	итого
A-12	23	11	2	—	—	—	—	—	—	—	36
A-30	19	10	1	1	—	—	—	1	—	—	32
B-3	19	7	0	0	1	4	2	—	—	—	33
B-16	14	5	1	1	2	2	2	—	—	—	27
C-6	13	11	0	0	2	2	1	—	—	—	29
C-27	15	10	4	1	—	—	—	—	—	—	30
D-31	19	7	3	2	1	2	0	1	—	—	35
D-33	10	12	7	2	1	0	1	—	—	—	33
Итого	132	73	18	7	7	10	6	2	—	—	285
В %	51,6	28,5	8,0	2,7	2,7	3,9	2,34	1,17	—	—	—

Кладки 6 остальных семей ожили весной 1936 г., и в одной из них (А-27) четко обнаружилось расщепление по эмбриолетали. Как видно из табл. 4, 62 кладки этой семьи дали нормальный выход, а в 16 обнаружилось расщепление по эмбриолетали. В 3 семьях, происходящих от кладки А-12, выкормленных осенью 1935 г., был поставлен инбридинг, полученная грена ожила весной 1936 г. и две семьи А-12—6 и А-12—25 оказались гетерозиготными по эмбриолетали (табл. 4).

Таблица 4

Распределение кладок по проценту погибших эмбрионов в F_2 и F_3 (естественное оживление; весна 1936 г.)

Линии и семьи	% погибших яиц										
	I 0—5	II 5—10	III 10—15	IV 15—20	V 20—25	VI 25—30	VII 30—35	VIII 35—40	IX 40—45	X 45—50	итого
А-27	60	1	1	0	8	8	—	—	—	—	78
А-5	44	1	1	—	—	—	—	—	—	—	46
А-12	10	1	—	—	1	4	1	1	—	—	19
А-12—13	13	1	—	—	—	—	—	—	—	—	14
А-21	46	—	—	—	—	—	—	—	—	—	46
А-12—25	8	2	1	1	2	—	—	—	1	—	15
А-26	77	1	1	—	—	—	—	—	—	—	79
А-31	23	—	—	—	—	—	—	—	—	—	23
А-33	25	8	—	—	—	—	—	—	—	—	33
В3-7	13	17	2	0	1	1	—	—	—	—	34
ВВ-4	5	1	2	0	1	2	—	—	—	—	11
В3-5	21	0	3	0	1	3	3	—	—	—	31
В3-6	10	3	0	0	1	1	—	1	—	—	16
В-18	34	2	2	0	4	7	1	—	—	—	50
В-19	13	2	0	0	2	5	2	—	—	—	24
В-23	11	16	2	—	—	—	—	—	—	—	29
С-9	25	4	1	—	—	—	—	—	—	—	30
С-22	23	3	0	0	5	2	—	—	—	—	33
С-26	25	1	1	—	—	—	—	—	—	—	27
С-29	19	1	1	0	1	1	—	—	—	—	23
С-32	49	2	1	0	1	10	2	—	—	—	65
С-33	51	5	0	1	—	—	—	—	—	—	57
D-1	57	2	1	—	—	—	—	—	—	—	60
D-2	6	13	4	3	3	2	0	0	1	—	32
D-4	49	7	—	—	—	—	—	—	—	—	49
D-14	26	7	2	1	—	—	—	—	—	—	36
D-16	34	1	—	—	—	—	—	—	—	—	35
D-17	45	2	—	—	—	—	—	—	—	—	47
D-18	23	13	—	—	—	—	—	—	—	—	36
D-37	10	3	1	—	—	—	—	—	—	—	14
Итого	855	113	27	6	31	46	9	2	2	—	1091
В % к общему количеству	78,4	10,4	2,5	0,55	2,84	4,2	0,8	0,18	0,18	—	—

Таким образом из 16 проанализированных особей из семьи А одна особь оказалась гетерозиготной по эмбриолетали; из 6 проанализированных особей кладки А-12 оказались гетерозиготными по эмбриолетали две особи.

Может возникнуть следующее предположение: 28 кладок семьи А оживали без диапаузы — летом, и содержавшаяся в линии эмбриолеталь могла не проявить своего действия в условиях быстрого развития незимующего яйца. Эта же леталь могла сказаться на грене зимующей — в кладках семьи А-27.

Однако леталь семьи А-27 не проявилась и в кладках семей А-12 и А-30, искусственно оживленных осенью 1935 г., т. е. в условиях быстрого развития (хотя яйца были потенциально зимующими); наконец, если бы особи исходной семьи А-12 действительно были гетерозиготными по летали, то леталь перешла бы к половине особей F_1 и, следовательно, среди 12 особей, проанализированных весенним оживлением 1936 г., ожи-

далось бы 6 особей гетерозиготных. На деле же гетерозиготной оказалась лишь одна из 12 особей (d/m = 2,93).

Таким образом предположение о латентности леталей практически исключено.

Линия D. 1935 г. и весна 1936 г. (P, F_1, F_2, F_3). Летом 1935 г. был проведен инбридинг в 10 семьях из линии D. Кладки двух семей D-31 и D-33 были искусственно оживлены осенью 1935 г. (табл. 4), и несколько кладок семьи D-31 дали повышенный процент смертности. В виду того что эта смертность могла объясняться, может быть, случайностями искусственного оживления, сомнительно, куда отнести эту семью, и осторожности ради мы ее относим к нелетальным. Кладки остальных 8 семей естественно ожили весной 1936 г. Одна из этих семей D-2, как показывает табл. 5, могла считаться подозрительной на эмбриолеталь.

Интересно отметить, что, несмотря на высокую смертность в эмбриональной стадии во многих кладках, при селекции синтетической бивольтинной породы семья D-2 была отобрана на племя среди остальных. Дальнейший анализ показал, что семья D-2 действительно гетерозиготна по эмбриолетали.

16 кладок, полученных инбридингом от семьи D-2 и имевших на стадии грены нормальную жизнеспособность, были выкормлены весной 1936 г. Много сотен самок и самцов из этих кладок были аутбредно скрещены с самцами и самками породы Аожику. Скрещивания дали прекрасную жизнеспособность, за очень редкими, очевидно случайными, исключениями. Таким образом смертность эмбрионов в яйцах, оплодотворенных неродственными самцами, оказалась совершенно ничтожной, и гибель эмбрионов в инбредных скрещиваниях не может быть отнесена за счет дефективности или болезни самок-матерей.

В четырех прекрасно оживших весной 1936 г. кладках семьи D-2 (№ 5, 11, 19 и 43) был произведен инбридинг, и три семьи из четырех дали четкое выщепление эмбриолетали, что ясно видно из табл. 5.

Таблица 5

Распределение инбредных кладок четырех семей линии D-2 по проценту погибших эмбрионов (естественное оживление; лето 1936 г.)

№ семей	% погибших яиц										
	I 0—5	II 5—10	III 10—15	IV 15—20	V 20—25	VI 25—30	VII 30—35	VIII 35—40	IX 40—45	X 45—50	итого
D-2—5	14	6	2	—	—	—	—	—	—	—	22
D-2—11	17	5	3	1	1	4	3	—	—	—	34
D-2—19	23	5	1	0	3	2	1	—	—	—	35
D-2—43	19	10	5	0	2	4	1	—	1	—	42
Итого . . .	73	26	11	1	6	10	5	—	1	—	133

Отчетливое выщепление эмбриолетали, убивающей развившиеся до потемнения яйца и в незимующей грене, ясно свидетельствует о том, что в семье D — родоначальнице линии, выкормленной весной 1935 г. и давшей летом 1935 г. 33 нормальных нелетальных кладки, эта леталь отсутствовала.

Дополнительным доказательством отсутствия летали у P-особей семьи D является то, что в этом случае леталь была бы передана половине F_1, однако, как мы видели, из 16 особей линии D, проанализированных весенним оживлением 1936 г., лишь одна, а не 8 несли эмбриолеталь $(d/m = 8-1 : \mp \sqrt{\frac{8 \cdot 8}{16}} = 3{,}5)$.

Объединяя результаты анализа 11 семей линии А и 10 семей линии D, мы видим, что 4 из этой 21 семьи оказались гетерозиготными по эмбриолеталям, следовательно, 4 из 42 родителей несли эмбриолеталь.

Таким образом в 84 гаметах, из которых образовались 42 исходных особи, возникло 4 эмбриолетали.

Дальнейшие опыты. Данные 1935 г. и весны 1936 г. (табл. 1) позволили выделить из живого материала синтетической селекции 4 семьи, свободных от эмбриолеталей: А-42 (33 нормальных кладки, 0 летальных), В-23 (29 нормальных, 0 летальных), С-33 (57 нормальных, 0 летальных), D (25 нормальных, 0 летальных). Семья D-2, как указывалось выше, содержала эмбриолеталь, что касается семьи В-3—7, то повышенная смертность в двух кладках этой семьи не позволяла отнести ее с уверенностью ни к категории летальной, ни к категории нормальной; что же касается семей В-3—4, В-3—5, В-18 и В-19, то их кладки дают замечательно четкую картину выщепления эмбриолеталей (табл. 1).

Весной 1936 г. был произведен инбридинг в 58 семьях из линий А-42, В-23, С-33.

Подробный разбор данных по распределению кладок этих 58 семей занял бы слишком много места, и мы приводим в табл. 6 лишь итоговые данные. Почти во всех семьях кладки со смертностью выше 25% встречались лишь единично, однако две семьи (А-6, В-59) могли быть отнесены с известной вероятностью к летальным.

Таблица 6

Распределение 2358 кладок 58 семей по проценту смертности (естественное оживление; лето 1936 г.)

	% погибших яиц											
	0—5	5—10	10—15	15—20	20—25	25—30	30—35	35—40	40—45	45—50	50—55	итого
Число кладок . . .	1 269	732	209	77	34	22	9	5	—	—	1	2 358
В том числе А-6	6	5	3	1	0	5	1	1	—	—	—	22
В том числе В-59	8	14	2	8	4	3	1	1	—	—	—	41

Наличие эмбриолетали в А-6 уже по этим данным можно было считать почти доказанным, но нужно было проверить это по оживлению зазимовавших кладок.

Весной 1937 г. ожило 14 кладок семьи А-6. Распределение их по проценту жизнеспособности видно из табл. 7, в которой вновь приведе-

Таблица 7

Распределение инбредных кладок семьи А-6 по проценту погибших эмбрионов

Семья А-6	% погибших яиц									итого
	0—5	5—10	10—15	15—20	20—25	25—30	30—35	35—40	45—45	
Летнее оживление 1936 г.	6	5	3	1	0	5	1	1	—	22
Весеннее оживление 1937 г.	8	1	0	0	1	4	—	—	—	14
Итого. . . .	14	6	3	1	1	9	1	1	—	36

ны как данные летнего оживления бездиапаузных кладок этой семьи, так и результаты весеннего оживления перезимовавших кладок.

Объединяя результаты летнего и весеннего оживления семьи А-6, мы видим, что инбредные кладки этой семьи совершенно четко распадаются на две группы — на нелетальную (24—25 кладок) и летальную (11—12 кладок). Двувершинность настолько четка, что вряд ли могут возникнуть какие-либо сомнения в зараженности этой семьи леталью.

В семье В-59 летнее вылупление 1936 г. также дало двувершинную кривую распределения кладок по смертности эмбрионов. Однако вторая вершина приходилась не на «летальное» место; кроме того, в этой кладке не оставалось зимующей грены, по которой можно было бы в 1937 г. решить вопрос о природе смертности.

Поэтому летом 1936 г. пришлось собрать с одной из позднее оживленных кладок гусениц одного из дней выхода и выкормить. Кладка дала хороший выход мурашей (свыше 90%) и, следовательно, относилась к типу Ll × LL, либо LL × LL, но отнюдь не к типу Ll × Ll. Эта полукладка была выкормлена летом 1936 г.; инбредная грена, полученная от нее, при естественном оживлении весной 1937 г. дала двувершинную кривую распределения смертности со второй вершиной на 15—20% (табл. 8).

Таблица 8

	Оживление кладок семьи В-59 весной 1937 г.								
	% смертности эмбрионов								итого
	0—5	5—10	10—15	15—20	20—25	25—30	30—35	35—40	
Семья В-59	31	5	3	8	2	2	0	1	55

Распределение кладок показывает, что здесь имеет место выщепление не летали, а семилетали, чего и следовало ожидать по данным 1936 г.

Весеннее оживление 1937 г.

В 49 семьях 4 линий В, ВВ, CD, выкормленных летом 1936 г., был поставлен обширный инбредный папильонаж. Полученные от этого папильонажа кладки, пройдя зимовку и инкубацию, ожили весной 1937 г. При этом полностью подтвердились обнаруженные ранее явления. Несмотря на то, что семьи происходили от очищенных линий, в некоторых из них было обнаружено выщепление эмбриолеталей. Каждая из линий и все они вместе дают двувершинную кривую, с одной вершиной в зоне «нормальной» смертности и другой в зоне «эмбриолетальной». В табл. 9 приведены отдельно те семьи, в которых более 15% кладок имеют смертность выше 20%.

Таких семей оказывается всего 6 и, как можно видеть из табл. 9, все кладки этих семей распадаются на две группы — на группу кладок с нормальной смертностью (0—5%) и на группу кладок, в которых гибнет 25—30% яиц.

Необходимо отметить, что «нелетальные» кладки этих 6 семей имеют вполне хорошую жизнеспособность. Налицо, следовательно, не простое понижение жизнеспособности, но самое настоящее «расщепление».

Правда, кладки с повышенной смертностью попадаются и в прочих 43 семьях. Однако, как видно из табл. 9, такие кладки за пределами выделенных 6 семей попадаются весьма редко — их всего 30 на 1828. Отсюда можно подсчитать, что на 280 инбредных кладок, полученных от 6 отмеченных семей, таких «случайно» плохо оживающих кладок должно

было бы быть 4—5. Если и вычесть эти 4—5 кладок из числа летальных, то по кладкам от 6 гетерозиготных по леталям семей получим расщепление в отношении, примерно, 220 нормальных: 60 летальных, вместо ожидаемого 209,25 : 69,75.

Таблица 9

Распределение инбредных кладок, полученных от семей F_3 и F_4 по проценту погибших эмбрионов

№ семей	% погибших яиц										
	0—5	5—10	10—15	15—20	20—25	25—30	30—35	35—40	40—45	45—50	итого
Шесть летальных семей: B-9	19	10	0	2	4	4	3	1	—	—	43
BB-12	27	5	4	0	1	5	1	—	—	—	43
B-20	49	7	1	0	8	3	1	2	1	—	72
C-9	28	6	0	0	0	5	1	—	—	—	40
C-20	27	0	0	0	0	5	4	0	1	—	37
D-26	9	15	3	2	1	6	7	1	1	1	45
Итого 6 летальных семей	159	43	8	4	14	27	17	4	3	1	280
43 нормальных семьи	1 281	401	104	23	14	9	7	1	0	—	1 840

Если рассмотреть каждую семью в отдельности, то оказывается, что в семье B-20 имеется 57 нормальных кладок и 15 летальных, семья BB-9 содержит 29—31 нормальную кладку и 12—14 летальных, семья BB-12 — 36 нормальных и 7 летальных, семья C-9 — 34 и 6, семья C-20 — 27 и 10, семья D-26 — 29—30 и 14—15.

Возникает вопрос, не могли ли летали, выщепившиеся весной 1937 г., пребывать в латентном состоянии летом 1936 г.; но если бы хотя одна из семей B, BB, C, D, выкармливавшихся весной 1936 г., была гетерозиготной по эмбриолетали, то не менее половины семей соответствующей линии, выкармливавшихся летом 1936 г., несли бы летали в гетерозиготном состоянии. Следовательно, весной 1937 г. ожидалось бы выщепление леталей у половины семей такой линии. Однако в линии B леталь выщепилась лишь в одной семье из 10 изученных, а если бы оправдывалось предположение о латентности летали при летнем оживлении, то леталь, вероятно, выщепилась бы в пяти семьях, т. е.

$$d = 5 - 1 = 4;\ m = \mp\sqrt{\frac{5 \cdot 5}{10}} = 1{,}58;\ d/m = 2{,}5.$$

В линии C ожидалось бы выщепление эмбриолетали в 6,5 семьи из 13, а выщепилась леталь лишь в двух $d/m = 2{,}5$. Сходным образом мало вероятно и выщепление латентной эмбриолетали в семьях линий D и B.

Данные по анализу за много поколений, объединенные вместе, охватывают довольно большой материал (проанализировано 128 семей, т. е. $128 \cdot 4 = 512$ гамет). В этих гаметах найдено не менее 12 достоверных леталей.

На основании анализа 512 гамет ($512 \cdot 27 = 13\,824$ аутосом), по данным более 6000 скрещиваний, мы можем утверждать, что частота возникновения аутосомных эмбриолеталей у тутового шелкопряда имеет величину порядка 2,5% в гамету за поколение.

IV. Обсуждение результатов

Таким образом суммарная частота возникновения эмбриолеталей во всех хромосомах равна 2—3%.

С другой стороны, в 4622 X-хромосомах, проанализированных в первой и второй сериях, не найдено ни одной эмбриолетали. Если считать, что X-хромосома составляет $^1/_{28}$ часть хромосомного набора, то это число X-хромосом можно приравнять к $\frac{4622}{28} = 165$ гаметам; на такое количество гамет ожидалось бы 3—4 эмбриолетали, а на самом деле не найдено ни одной.

Это противоречие между экспериментальными данными может быть объяснено гипотезой о наличии в X-хромосоме больших инертных участков, быть может, гомологичных Y-хромосоме, или непропорционально малого числа генов. Об этом заставляет думать следующий факт: в X-хромосоме известно три мутации: os, el и od; расстояние между os и od равно 46%. Обнаруженные Нишикавой 5 леталей были им локализованы все либо вплотную рядом с os, либо вплотную рядом с od и не распределялись равномерно по всей длине X-хромосомы. Возможно поэтому, что и у тутового шелкопряда, как у дрозофилы, часть генного материала X-хромосомы инактивирована.

В предшествующей работе было показано, что около 25% особей, взятых из коллекционных выкормок Ср.-Аз. н.-и. ин-та шелководства, несут ту или иную эмбриолеталь. Было показано с большой вероятностью, что почти каждая особь Багдадской породы гетерозиготна по одной-двум эмбриолеталям. Таким образом частота наличия эмбриолеталей в популяциях или породах во много десятков, а то и в сотню раз превышает частоту их возникновения в гамету за поколение. Ныне существующая концентрация эмбриолеталей создалась в результате накопления их под действием мутационного процесса в продолжение нескольких десятков или сотен поколений; однако известно, что породы тутового шелкопряда существуют уже тысячи поколений. Куда же девались все те эмбриолетали, которые возникали за это время?

Почему же особь несет всегда одну-две эмбриолетали вместо двух-трех десятков или еще большего количества?

Ведь с каждым поколением концентрация леталей должна была бы возрастать под давлением мутационного процесса. Если иностранные породы, завозимые в Союз, в прошлом подвергались в какой-то мере селекции в условиях частичного инбридинга, то Багдадская порода разводилась всегда крупными массивами.

Надо полагать, что концентрация рецессивно-летальных мутаций регулировалась и регулируется в популяции благодаря постоянному выщеплению и отмиранию гомозиготов. Для того чтобы уравновесить давление мутационного процесса, из поколения в поколение поставляющего в популяцию все новые и новые мутации, вымирающие гомозиготы должны образовываться с такой частотой, которая вызывала бы соответствующее понижение концентрации леталей среди выживающих особей.

Если популяция состоит из n особей, то она образуется из $2n$ гамет, в которых возникает, как мы видели, около 2,5% летали. Итого в популяцию за поколение поступает $2 \cdot n$ 0,025 летали; каждая гомозиготная по летали особь, погибая, уносит с собой 2 летали; следовательно, в среднем частота гомозиготов должна составлять $\frac{2 \cdot n\, 0{,}025}{2} = 0{,}025\, n$, иными словами, средняя частота образования гомозиготов по летальным факторам должна равняться частоте образования леталей в гамету за поколение.

В действительности, конечно, в каждом данном поколении эта теоре-

тически ожидаемая частота появления гомозиготов может совершенно не реализоваться. Здесь речь идет только о некоторой средней.

Так же обстоит дело и с постэмбриональными леталями, о частоте возникновения которых у тутового шелкопряда мы предполагаем, что она, вероятно, не уступает частоте возникновения эмбриолеталей.

Уделив столь большое внимание летальным и сублетальным факторам тутового шелкопряда, нужно отметить, что отнюдь не им одним принадлежит решающая роль в определении жизнеспособности и урожайности пород, в успехе или неуспехе селекции. Летальные факторы более четко выявляются, их легче изучить, чем мутации, не обладающие столь разрушительным действием, и на их примере легче всего ознакомиться с факторами, регулирующими частоты выщепления других вредных рецессивов.

Если большинство особей, взятых из популяции, оказываются гетерозиготным по летальным генам, то это совсем не значит, что летальные гены действительно составляют большинство мутантных генов. В рентгеногенетических опытах Тимофеева-Рессовского, направленных специально на обнаружение депрессоров, так называемые малые мутации возникали примерно вдвое чаще настоящих леталей. За неимением других отправных точек эту же закономерность можно, пожалуй, распространить на естественный мутационный процесс у тутового шелкопряда.

Средняя частота образования в популяции гомозиготов по депрессорам приближенно задается уравнением $\Sigma T = \Sigma \frac{\alpha}{1 - km}$, где α—суммарная частота мутационного возникновения в гамету за поколение генов данной категории, $(1 - km)$ — коэффициент отбора данной категории мутации, k — коэффициент жизнеспособности мутации, m — коэффициент плодовитости.

Насколько эта формула равновесия реализуется в каждом данном поколении массового внутрипородного скрещивания, зависит прежде всего от того, в какую сторону изменяется система скрещивания, существовавшая в течение десятков предыдущих поколений — в сторону ли большего инбридинга — бо́льшей частоты перехода рецессивов в гомозиготное состояние (повышенная частота родственных браков, увеличение неравномерности размножения, вытеснение многочисленных производителей немногими, появление факторов, разделяющих потенциально свободно скрещивающуюся популяцию на множество мелких изолятов, и т. д.), или же, наоборот, в сторону большего аутбридинга, понижения частоты перехода рецессивных мутаций в гомозиготное состояние (понижение частоты родственных браков, снятие факторов изоляции и т. д.). В первом случае получается превышение левой части уравнения над правой, во втором случае — правой над левой. В первом случае должно иметь место понижение жизнеспособности популяции и очистка ее от вредных рецессивов, во втором случае, наоборот, повышение жизнеспособности популяции и насыщение ее вредными рецессивами. Таким образом в самой сущности динамического равновесия заложены факторы, его восстанавливающие в случае нарушения.

Отсюда следует, что средняя частота особей, погибших или имеющих пониженную жизнеспособность при внутрипородном скрещивании, должна колебаться около некоторой средней величины $\left(\Sigma T = \Sigma \frac{\alpha}{1 - km}\right)$.

Из этой формулы следует, что мутации, имеющие весьма незначительный коэффициент отбора, могут выщепляться у сравнительно большого количества индивидов и находиться в гетерозиготном состоянии у множества особей. Понятно далее, что при инбридинге или при сти-

хийной порододифференциации некоторые не совсем безвредные мутации могут переходить в гомозиготное состояние и закрепляться в породе, отродье или линии, в особенности тогда, когда родоначальники новой породы малочисленны.

Но если линия стала гомозиготной по какому-либо гену, то дальнейшая селекция уже не приведет к его быстрому устранению; вполне возможно, что некоторые породы гомозиготны и по таким слабо отрицательным генам; понятно, что при скрещивании породы I, гомозиготной по слабо отрицательному гену a, с породой, гомозиготной по слабо отрицательному гену b, гибрид, имеющий структуру Aa Bb, будет иметь высокую жизнеспособность. Но в таком случае из потомства можно выбрать особей AA BB и вывести новую линию. Однако опыт многих десятилетий показал, что путем синтетической селекции закрепить у тутового шелкопряда гетерозис не удается.

Дело заключается, повидимому, в том, что при гибридизации двух пород играет роль не столько подавление рецессивных генов, полностью завоевавших породу, сколько подавление всей огромной массы рецессивных генов, находящихся у большинства особей в гетерозиготном состоянии и лишь у некоторой доли в гомозиготном. При гибридизации двух пород мутации, содержащиеся у одной породы, подавляются нормальными аллеломорфами, идущими от другой породы, и в F_1 особи, гомозиготные по каким-либо вредным рецессивам, отсутствуют: так как к самостоятельному мутированию способны тысячи генов, то чрезвычайно мала вероятность того, чтобы обе породы содержали одинаковые рецессивные мутации.

Равновесие между мутационным и рекомбинационным процессом резко нарушается, группа гомозиготных рецессивов (ΣT) полностью отсутствует, за счет чего повышается жизнеспособность. Мутационный процесс в этом поколении не уравновешивается рекомбинационным, и концентрация вредных генов несколько повышается; последнее обстоятельство не имеет практического значения, так как гибридное F_1 не предназначено для дальнейшего размножения. Если погашение вредных рецессивов, случайно перешедших в гомозиготное состояние и совершенно вытеснивших нормальный аллель из породы, представляет собой чисто гипотетическую возможность, которая, может быть, и не имеет места в большинстве случаев, размах гетерозиса при межпородной гибридизации должен иметь, по нашему мнению, некоторую среднюю величину, упрощенно задаваемую уравнением $\Sigma T = \Sigma \frac{\alpha}{1-km}$, величину, зависящую от скорости и качественного характера мутационного процесса.

Поясним конкретным примером эту точку зрения: в виде за гамету-поколение возникает 3% летальных мутаций, 3% мутаций с коэффициентом жизнеспособности порядка 0,5%, 1% мутаций с коэффициентом жизнеспособности 0,7. Тогда при скрещивании внутрипородном средним числом 3% особей из поколения в поколение оказываются гомозиготными по леталям, 3% особей имеет жизнеспособность 0,5, 1% — жизнеспособность 0,7.

При гибридизации двух пород гомозиготы эти не появляются; в результате, если жизнеспособность особей, полученная внутрипородным скрещиванием, составляла в среднем $100-(3\cdot1+3\cdot0{,}5+1\cdot0{,}7)=94{,}8\%$, то гибрид будет иметь 100%-ную жизнеспособность.

Нет надобности указывать на крайнюю упрощенность этих расчетов. Важно указать на эту закономерность, на теснейшую количественную связь между скоростью мутационного процесса, вредностью его и размахом среднего гетерозиса у вида. (Необходимо отметить, что эту закономерность лишь с ограничением можно распространить на растения, ибо у растений возникающие мутации действуют и на гаплоидную фазу;

отбор интенсивно действует на этой стадии, в отличие от животных, у которых гены в гаметах не функционируют или функционируют относительно слабо.)

Понятно, что выщепление «случайных» рецессивов, не закрепившихся в породе в гомозиготном состоянии, может быть предотвращено не только межпородным скрещиванием, но и таким, в котором партнеры не будут нести идентичных рецессивных мутаций. Подвергая длительной изоляции и инбридингу линии одной и той же породы, можно в несколько поколений получить ряд линий; каждая линия будет нести свои рецессивы, отличные от рецессивов другой линии; гибрид двух линий должен проявить гетерозис, обусловленный нарушением уравновешивающего рекомбинирования.

Переходя от этих общих закономерностей к нашему объекту, надо выяснить, отличается ли межпородный гетерозис у тутового шелкопряда от межлинейного. Безусловно, в ряде случаев гибрид обладает особо благоприятной комбинацией свойств. Так, гибриды между моновольтинными и бивольтинными породами частично соединяют хорошие свойства кокона первых пород с устойчивостью вторых.

Гибриды китайских рас с европейскими обладают свойственной дальневосточным расам устойчивостью по отношению к болезням и хорошими технологическими качествами кокона европейских пород. Вообще в практике японского и итальянского шелководства применяются преимущественно скрещивания между породами, принадлежащими к различным географическим группам.

Высокая концентрация летальных факторов и других вредных депрессоров в популяции тутового шелкопряда, высокая скорость мутационного процесса, следовательно, крупная величина Σa $(= \Sigma T)$, сильнейшая депрессия, наблюдаемая при инбридинге, высокий гетерозис, наблюдаемый в межлинейных скрещиваниях, все эти моменты, каузально связанные друг с другом, показывают, что межлинейный гетерозис должен проявляться и действительно в ряде случаев проявляется весьма сильно и закономерно.

Возможность замены межпородной гибридизации межлинейной представляет большой практический интерес, потому что межлинейный гетерозис, в отличие от межпородного, может быть достигнут без разбивки племенного материала по полу. В самом деле, если изготовить n неродственных друг другу линий и пустить равное количество особей от каждой из этих линий в свободный папильонаж, то внутрилинейные спаривания составляют $1/n$ всего числа спариваний. При большом n (порядка многих десятков, до сотни и более) эта небольшая доля родственных браков будет совершенно ничтожна по сравнению с браками кроссбредными, и получится резкий гетерозис.

Так как межлинейный гетерозис технически гораздо легче осуществим, нежели межпородный, очевидно, одной из самых многообещающих и сравнительно легко выполнимых задач селекционно-генетической работы становится изучение возможности практического использования межлинейного гетерозиса в гренажной промышленности.

Однако сколь ни заманчива замена межпородной гибридизации внутрипородной, еще нельзя в настоящее время гарантировать получение в межлинейных скрещиваниях столь же значительного гетерозиса, как и в скрещиваниях межпородных. Окончательный ответ на этот вопрос могло бы принести более полное изучение мутационного процесса у тутового шелкопряда.

Помимо использованной методики измерения частоты возникновения эмбриолеталей, можно предложить и ряд других методов. Можно сконструировать опыт так, чтобы эмбриолетали в однажды очищенной от них линии беспрепятственно накапливались под давлением мутационного процесса, и затем однократным анализом можно было бы уста-

новить, сколько эмбриолеталей накопилось за ряд хромосом-поколений. Предотвратить выщепление эмбриолетали можно, размножая линию не половым путем, а партеногенетическим. В качестве исходного материала можно взять семью, лишенную эмбриолеталей. Проактивировав группу самок и выбрав кладку с высокой склонностью к партеноактивации, следует выкормить ее, проактивировать всех бабочек и взять на выкормку несколько тысяч гусениц.

Повторяя эту процедуру и беря на выкормку в каждом поколении по нескольку тысяч гусениц, мы избегаем случайного резкого размножения одних внутриклонных линий в ущерб другим.

Проведя таким образом партеноклон максимального числа поколений, надо спарить 200—300 самок в индивидуальном порядке с самцами из семьи, лишенной эмбриолетали; от каждой кладки надо взять на выкормку по 100—150 гусениц, произвести инбридинг внутри каждой семьи и установить, сколько семей из числа проанализированных содержит эмбриолеталь.

Инбридинг каждой семьи выявляет, имеется ли леталь в диплоидной зиготе, в которой мутации могли бы накапливаться за все то число поколений, в продолжение которых клон разводился партеногенетически, а также, не возникла ли леталь в одной из тех двух гамет, из которых образовался самец-отец. Следовательно, если клон разводился 8 поколений, например, то анализом семьи мы анализируем $8 \cdot 2 + 2 = 18$ гаметопоколений, а инбридируя, скажем, 200 семей, анализируем 3600 гаметопоколений.

Одновременно с анализом семей можно проверить, действительно ли исходная самка не содержала какую-либо эмбриолеталь; если она была гетерозиготна, то все особи партеноклона будут нести эмбриолеталь и, следовательно, в инбридинге каждой семьи получится монолетальная смертность, причем выщепление летали будет иметь место не только при внутрисемейном скрещивании, но и в скрещиваниях межсемейных, ибо если исходная самка несла эмбриолеталь, то половина особей всех семей будет гетерозиготна по этой летали.

Партеногенетическим методом изучения мутационного процесса можно сравнительно быстро выяснить влияние различных факторов на интенсивность мутационного процесса, тем более, что, взяв в контроль и опыт два отводка одного партеноклона, мы получим генетически идеально сходный материал.

С помощью партеногенетической методики можно разрешить и очень важный вопрос о частоте возникновения постэмбриональных мутаций. Для этого надо вывести партеноклон, гетерозиготный по некоторому количеству доминантных генов (Z, M, Q, L, I), провести максимальное количество его поколений, затем скрестить с полирецессивными самцами (z, m, q, l, i), выкормить около сотни семей F_1 изолированно, произвести внутри каждой семьи инбридинг полидоминантов и выкормить изолированно F_2 от каждой семьи F_1.

Если в хромосомах с сигнальными генами (Z, M, Q, L, I) за время ведения клонов возникли какие-либо депрессоры, то они вызовут искажение части менделевских отношений в F_2 некоторых семей, а если мутация имелась еще у исходной самки — родоначальницы клона, то во всех группах F_2 появится сходное искажение.

По числу поколений партеноклона и по проценту групп F_2, в которых будут наблюдаться искажения менделевских отношений по тем или другим хромосомам, легко можно будет произвести перерасчет на хромосомы-поколения.

Подобный опыт покажет гораздо более точно и полно общую долю особей популяции, претерпевающих депрессию или гибель в результате выщепления рецессивных депрессоров. Такой опыт, освещающий мало изученные зоны мутационного процесса, будет иметь значение, далеко выходящее за пределы частной генетики и селекции шелкопряда.

Для четкого и окончательного ответа на вопрос о размахе внутрипородного гетерозиса следует провести опыт скрещивания некоторого количества линий одной и той же породы, инбридированных без отбора, и выяснить жизнеспособность и продуктивность полученных межлинейных гибридов F_1 в сравнении с популяцией той же породы.

Выводы

1. На материале более 5000 скрещиваний показано, что сцепленные с полом эмбриолетали возникают у тутового шелкопряда весьма редко (на 4622 проанализированных Х-хромосомы не найдено ни одной вновь возникшей эмбриолетали).

2. На материале свыше 6000 скрещиваний, посредством анализа 512 гамет, т. е. 13 824 аутосом, показано, что частота возникновения аутосомных эмбриональных леталей у тутового шелкопряда составляет величину порядка 2,4% в гамету за поколение.

3. Крайняя редкость обнаружения мутаций в Х-хромосоме может быть объяснена либо гомологичностью значительных частей Х- и Y-хромосом, либо генетической инактивностью значительной части Х-хромосомы. Литературные данные подтверждают до известной степени эти предположения.

4. Указываются новые методы исследования мутационного процесса у тутового шелкопряда.

5. Обсуждается значение обнаруженной высокой интенсивности мутационного давления у тутового шелкопряда и высокой концентрации вредных рецессивов в связи с некоторыми проблемами его селекции и промышленной гибридизации.

6. Исключительно высокая концентрация летальных и других вредных мутаций позволяет надеяться на получение весьма высокого гетерозиса межлинейными скрещиваниями, которые, в отличие от межпородных скрещиваний, могут быть получены без разбивки племенного материала по полу — свободными скрещиваниями.

САНИИШ
Ташкент

Поступило
12.VII.1940

ЛИТЕРАТУРА

1. Астауров Б. Л., Племенное шелководство Японии и задачи шелководства СССР, Сельхозгиз, 1934.
2. Астауров Б. Л., Искусственные мутации у тутового шелкопряда (Bombyx mori L.) I, II, III, IV, Биол. журн., т. II, № 2—3, 1933; т. III, № 3, 1934; т. IV, № 1, 1935; т. IV, № 4, 1935.
3. Астауров Б. Л., Искусственный партеногенез у тутового шелкопряда и его значение, Социалист. наука и техника, № 6, 1936.
4. Дубинин Н. П. и др., Экспериментальный анализ экогенотипов Drosophila melanogaster, Биол. журн., т. III, № 1, 1934.
5. Ромашов Д. Д., Об условиях равновесия в популяциях, Журн. экспер. биологии, т. VI, № 4, 1931.
6. Четвериков С. С., О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики, Журн. экспер биологии, т. II, № 1, 1926.
7. Эфроимсон В. П., Анализ влияния некоторых генов на жизнеспособность тутового шелкопряда, Биол. журн., т. 1, № 3—4, 1932.
8. Эфроимсон В. П., О некоторых проблемах накопления и действия леталей, Биол. журнал, т. 1, № 3—4, 1932.
9. Эфроимсон В. П., О скорости мутационного процесса у человека. Рукопись, 1932.
10. Эфроимсон В. П., Экспериментально-теоретические основы генетики, селекции и гибридизации тутового шелкопряда. Рукопись, ч. II, III, IV, 1936—1937.
11. Эфроимсон В. П. и Покровская Н. А., Летальные мутации тутового шелкопряда. Рукопись, 1937.
12. Эфроимсон В. П. и Рылова К. Н., О выщеплении эмбриональных леталей в инбридируемых линиях синтетической бивольтинной породы, Биол. журн., т. V, № 4, 1936.
13. East E., Heterosis, American Naturalist, 1936.
14. Fischer R. A., The genetical theory of natural selection, London, 1930.
15. Muller H. J., The measurement of gene mutation rate in Drosophila, its high variability and its dependence upon temperature, Genetics, 13, 273—357.
16. Nishikawa H., On two new sex-linked lethal genes in the silkworm, Jap. Journal of

V. P. EFROIMSON. DETERMINATION OF THE MUTATION RATE IN THE SILKWORM

SUMMARY

1. On the basis of an analysis of more than 5000 crosses it was shown that sexlinked embryolethals arise in the silkworm very rarely (not a single newly arisen embryolethal having been found among 4622 analyzed X-chromosomes).

2. On the basis of more than 6000 crosses in which 512 gamets, i. e. 13 824 autosomes were analyzed, it was shown that the frequency of autosomal embryolethals in the silkworm is of the order of 2,5% of gamets per generation.

3. The extreme rarity of mutations in the X-chromosome may be explained, either by a homology of considerable parts of the X- and the Y-chromosomes to one another, or by a genetic inactivity of a considerable region of the X-chromosome. Data found in the literature substantiate to some extent these suggestions.

4. New methods of investigating the mutation process in the silkworm are suggested.

5. The significance of a high mutation pressure and a high concentration of harmful recessive genes, found in the silkworm, is discussed in connection with some problems of silkworm selection and hybrid production.

6. The extremely high concentration of lethals and other harmful mutations suggests that we must expect to obtain a pronounced heterosis in crossing different stocks of the silkworm. Such crosses, in distinction from the interracial ones, may be performed by means of a free crossing without dividing the mothes to be bread according to sex.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1940
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

Л. П. БРЕСЛАВЕЦ

МЕТОДИКА РАСПОЗНАВАНИЯ ПОЛИПЛОИДНЫХ РАСТЕНИЙ НА РАЗЛИЧНЫХ СТАДИЯХ РАЗВИТИЯ

(*Представлено академиком* И. И. Шмальгаузеном)

На первый взгляд попытка разработать методику различения полиплоидных форм может казаться излишней, но если учесть, что мы заполняем растениями оранжереи и теплицы весной, когда дорог каждый сантиметр площади, ясно, что своевременная разгрузка оранжерей позволит нам втянуть в исследование значительно большее число растений и обеспечить этим получение новых форм.

Опыт показал, что отбор полиплоидных или вообще измененных форм нужно производить несколько раз для того, чтобы оставить до плодоношения только эти формы и сосредоточить на них все внимание исследователя. Для каждого этапа развития необходимо считаться с определенными признаками, характеризующими изменение в желательном для нас направлении. Чем строже и обоснованнее происходит отбор, тем более шансов на правильное выделение растений. Попытаемся дать характеристику этих различных этапов отбора.

Отбор по внешним морфологическим признакам: на стадии развития семядолей и молодых листочков

Опыт показал, что только измененные на этой стадии растения надо оставить как материал для дальнейшего отбора. Нормальные растения не представляют интереса как исходный материал, и если среди измененных растений мы оставляли для проверки известное количество нормальных проростков, то они всегда дают начало совершенно нормальным растениям.

Каждый генетик, селекционер и садовод, зная свои растения, нормальный вид их проростков, легко отличает отклонение от нормальной морфологической формы. Но чутье и знание растений могут помочь только на первых этапах развития, так как в громадном большинстве случаев после образования второй-четвертой пары листьев полиплоиды становятся мало отличными от нормальных растений до стадии бутонизации, когда внешний облик растения, хрупкость, морщинистость и темная окраска его листьев, увеличенные размеры цветочных почек вновь станут выдавать его полиплоидное состояние.

Наиболее характерные для полиплоидов изменения семядолей состоят в утолщении, искривлении или асимметрии, в неправильном разрастании частей семядолей и их более темнозеленой окраске. Прекрасным примером таких изменений могут служить семядоли левкоев — здесь мы можем видеть иногда чудовищное разрастание семядолей (фиг. 1), иногда утолщение и увеличение размеров схватывает только одну семядолю, тогда как другая развивается более или менее нормально, вследствие чего возникает резко асимметричный проросток (фиг. 2), или же изменению подлежат главным образом первые листочки,

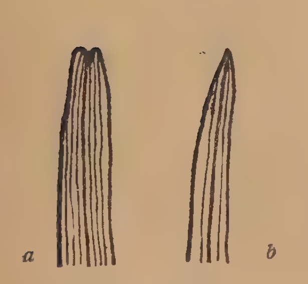
тогда как семядоли остаются только слегка утолщенными. Иногда все молодое растеньице развивается совершенно ненормально, укороченный стебель и утолщенные семядоли и листочки образуют подобие кочна (фиг. 3).



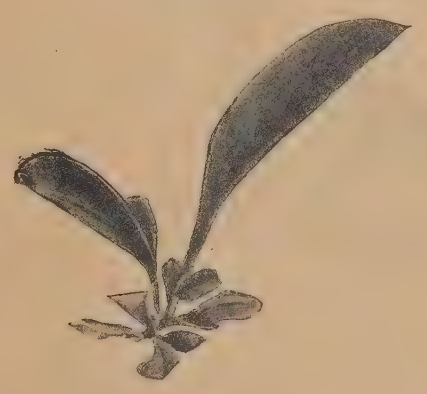
Фиг. 1. Левкой. Чудовищное разрастание семядолей



Фиг. 2. Левкой. Асимметричное развитие семядолей



Фиг. 4. Яровая рожь: *a*—проросток, характерный для полиплоида; *b* — нормальный



Фиг. 3. Левкой. Укорачивание междоузлий. Молодое растение принимает форму кочна

Однако все эти резко выраженные морфологические изменения свидетельствуют о глубоких нарушениях в развитии растений, которые вследствие этого становятся нежизнеспособными и погибают на ранних стадиях развития, может быть, вследствие недостаточного ухода, основанного на незнании их потребностей.

Остаются в живых растения, у которых изменения гораздо менее резко выражены, но все же достаточно, чтобы отличить их от нормальных растений. Почти для каждых групп растений существуют свои характерные внешние признаки, которые выдают полиплоидное состояние: для злаков характерно развитие трех зубчиков вместо одного типичного острого кончика листа (фиг. 4), а также широкие первые листочки с темнозелеными сильно выступающими жилками и утолщение подсемядольного колена. Для левкоя — очень толстые темнозеленые семядоли с глубокими и очень маленькими ямочками, рассеченными в виде точек по всей поверхности семядоли. Для дрёмы очень характерно появление двойных сросшихся листиков (фиг. 5).

Однако эти внешние изменения в молодом возрасте растений не означают непременно их полиплоидное состояние. Наблюдая за разви-

тием некоторых молодых растений дрёмы, мы считали их полиплоидами до следующего этапа отбора, который выяснил их простую диплоидную природу, а между тем весь габитус этих растений говорил за полиплоидию: крупные мясистые темнозеленые листья с морщинистой поверхностью, с сильной опушенностью всего растения и с крупными цветочными почками. Случайно попавшее в почву удобрение, крупность семян или вообще наследственная передача крупных размеров крайнего варианта могут обусловить мощное развитие отдельных растений и ввести наблюдателя в заблуждение.



Фиг. 5. Дрёма. Двойной сросшийся лист, характерный для тетраплоида

Помимо этого, нередко растения, начавшие свою жизнь с резкими отклонениями от нормального развития, как, например, левкой (фиг. 3), затем справляются с ними, образовав нормальный боковой побег, который, быстро развиваясь, заглушает развитие первого, занимает его место и приводит к его отмиранию. Семена, снятые с этого растения, дали совершенно нормальное потомство.

Заканчивая оценку метода выделения полиплоидов на первых стадиях развития, мы можем сказать, что именно здесь необходимо прекрасное знание объекта, взятого в опыт, так как здесь применимо только непосредственное впечатление, не подкрепленное объективными данными. Поэтому не приходится быть особо строгим и оставлять растений много больше, чем впоследствии окажется полиплоидов, так как иначе мы рискуем забраковать интересные для нас формы. Но, кроме того, здесь дело не только в ошибочности глазомерной оценки, а также и в том, что растения, начавшие свое развитие как полиплоиды, перестают быть таковыми с течением развития.

Отбор по величине клеток и ядер

Размеры клеток, замыкающих устьица. Суждение о глубоких изменениях растений по внешнему виду замыкающих клеток — метод не новый. У Хаберландта (Haberlandt, 1934) мы находим интересное соображение, что так как клетки, замыкающие устьица, являются наиболее сложно построенными клетками листьев, то можно предположить, что ненормальное развитие видовых гибридов должно отразиться на этих клетках. Хаберландт произвел исследование листьев гибридов и их родителей, главным образом у кустарников и деревьев Salix, Populus Berberis, Senecio — всего у 45 видовых гибридов, из них у 21 обнаружил большее или меньшее число ненормальных, отстающих в развитии и отмирающих устьиц. Чрезвычайно интересно отметить, что ненормальности в строении устьичного аппарата мы встречаем в листьях полиплоидных растений.

В этой же статье Хаберландт высказывает мысль о связи, существующей между числом хромосом и величиной клеток. «Чрезвычайная величина устьиц у Primula Kewensis и Nicotiana Tabacum × N. Rysbyi, имеющие увеличенное число хромосом, понятна сама собою». Свою

статью вышеназванный автор заканчивает следующими словами: «Существование неправильно развитых, подавленных в своем развитии и мертвых устьиц у половых гибридов может служить диагностическим признаком для распознавания гибридной формы».

Рандольф (Randolph L., 1935) первый указал, что устьица и эпидермальные клетки листьев полиплоидных растений имеют более крупные размеры, чем у диплоидов, однако он ограничивается констатированием этого факта. Карпеченко (1935) в своей обзорной статье «Экспериментальная полиплоидия и гаплоидия», перечисляя изменения, вызываемые умножением хромосомного комплекса, пишет: «Становятся крупнее устьица, волоски, сосуды, клетки палисадной паренхимы, эпидермиса, пыльцевые зерна и пр.».

В настоящее время почти ни одно описание экспериментально полученных полиплоидов не обходится без указания на этот важный диагностический признак.

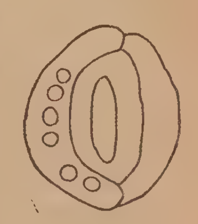
Работа Смит (Smith H. H., 1939) по индуцированию полиплоидов у видов и видовых гибридов рода Nicotiana богата примерами определенных соотношений между величиной устьиц и полиплоидным состоянием растений. Исследования Рыбина (1939) интересны в том отношении, что он подвергал измерению не только замыкающие клетки устьиц, но и клетки эпидермиса, полиплоидной и губчатой паренхимы у конопли.

Однако большинство авторов только констатируют увеличение размеров устьичного аппарата, не приводя числовых данных. Этот недостаток полностью устранен в работах Костова (1938) и Тометорпа (Tometorp G., 1938). В своей первой статье Костов приводит планомерное увеличение размеров устьиц для растения с увеличенным комплексом хромосом.

Во второй статье он дает статистически обработанные числа, полученные от измерений длины и ширины клеток, замыкающих устьица, и показывает их увеличение при увеличенных наборах хромосом.

Работа Тометорпа интересна в том отношении, что им были измерены и статистически обработаны размеры устьиц диплоидного и гаплоидного ячменя. Эти измерения показывают, что при экспериментальном получении гаплоидных форм можно наблюдать уменьшение размеров устьиц точно так же, как при экспериментальном получении полиплоидных форм их увеличение.

Бергстрем (Bergström I., 1940) в своих исследованиях гибридов между диплоидом и триплоидом Populus tremula показала увеличение длины устьиц при увеличенном наборе хромосом: у диплоида длина устьиц 10,21, у триплоида 11,55 и у тетраплоида 13,21 единицы окуляр микрометра.



Фиг. 6. Дрёма. Устьице из нижнего эпидермиса листа розетки диплоидного растения № 244. Окуляр 20. Объектив 40

Особенный интерес приобретает этот диагностический признак, когда им пользуются для характеристики не экспериментально полученных форм, а видов, существующих в природе. Так, в монографии Бабкок и Стиббинс (Babcock E. and Stebbins G. L., 1938) вводят в характеристику видов Crepis признак размеров устьиц. Точно так же поступает и Мюнцинг (Müntzing, 1940) в своих исследованиях Poa alpina, среди которой он находил формы с различными числами хромосом от 22 до 74 и у которой он установил положительную корреляцию между числом хромосом и длиной устьиц.

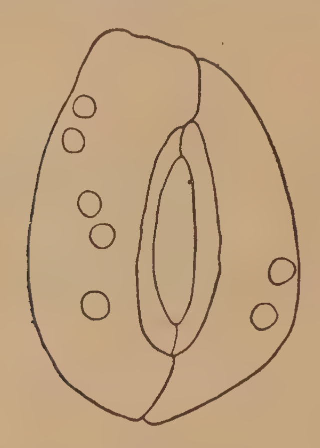
Наши исследования полиплоидной дрёмы, полученной при действии кольхицина на семена, показывают увеличение площади устьиц, в зависимости от полиплоидного состояния (табл. 1).

Таблица 1

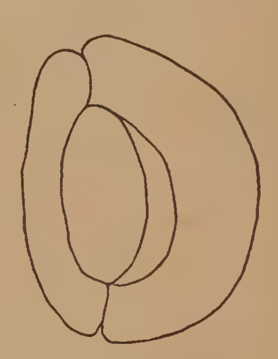
Площадь устьиц дрёмы (в квадр. микронах)

№ растений	Состояние	M ± m	Среднее отклонение	Размах колебания	diff с «m» от средней из 10 контролей
Контроль (среднее из 10 растений)	2n = 24	1 146 ± 33,7	241	731 — 1 875	—
256	2n = 48	4 560 ± 122,5	876	2 444 — 6 600	3 403,7 ± 126,9
259	2n = 48	3 616 ± 112,3	804	2 362 — 5 100	2 466,2 ± 117,5
283	2n = 48	3 713 ± 90,0	643	2 344 — 5 256	2 567,5 ± 95,6
287	—	2 405 ± 48,7	316	1 806 — 3 437	—

Эти различия, приведенные в числах, подтверждаются приводимыми здесь рисунками устьиц диплоидного растения № 244 (фиг. 6) и тетраплоидного № 259 (фиг. 7), зарисованных при одном и том же увеличении при помощи аппарата Аббе.



Фиг. 7. Дрёма. Устьице из нижнего эпидермиса листка розетки тетраплоидного растения № 259. Ок. 20. Объект. 40



Фиг. 8. Неправильная форма устьица тетраплоида № 259. Ок. 20. Объект. 20

Этих данных, взятых из громадного числа работ по экспериментальной полиплоидии, достаточно, чтобы показать, насколько более точным диагностическим признаком является измерение размеров устьиц по сравнению с выделением полиплоидов методом глазомерной оценки на ранних стадиях развития растений по изменениям семядолей и первых листочков. Нельзя, однако, думать, что это абсолютно безошибочный критерий.

В литературе мы встречаем описания растений, у которых полиплоидные формы не выдают себя увеличенными размерами клеток. Достаточно назвать работу Сирси (Sears, 1939), который показал, что у гибрида Triticum monococcum × Aegilops uniaristata с тетраплоидным числом хромосом устьица были такой же величины, как у диплоидного гибрида. Лапин (1939) установил для тетраплоидного базилика, полученного при воздействии кольхицина, что устьицы не отличались своими размерами от устьиц диплоидного базилика.

Размеры устьиц как диагностический признак могут ввести нас в заблуждение также и вследствие того, что некоторые растения не сразу овладевают своим диплоидным состоянием и не сразу увеличивают

свои клетки до размеров, которые соответствуют увеличенному числу хромосом. И если растение быстро развивается, как, например, яровая рожь, то полиплоидное состояние не успевает проявиться в увеличениях размеров клеток в такой степени, как у медленно развивающихся растений, образующих розетку, как дрёма.

Помимо этого, мы должны считаться еще с одним немаловажным явлением — с борьбой полиплоидных и диплоидных тканей. Если мы попробуем проследить за развитием полиплоидных растений, полученных от действия кольхицина или аценафтена, мы увидим, что в громадном большинстве случаев начальные этапы развития характеризуются смешанными полиплоидными и диплоидными тканями. Просматривая первичные корешки дрёмы, мы не раз находили в них иногда одну, иногда много клеток громадных размеров.

Далеко не всегда и не все инициальные клетки полиплоидного растения имеют полиплоидные наборы хромосом. Нередко можно наблюдать небольшие секторы диплоидных клеток. Леван (Levan, 1939) в своих исследованиях экспериментально полученных полиплоидных петуний указывает на сморщенность их листьев и на неправильную их расщепленность. Вообще эти листья обнаруживают типичную картину тканей с различным числом хромосом или миксоплодией. Происходит как бы борьба диплоидных и полиплоидных тканей, в которой не всегда побеждают полиплоидные клетки, что понятно само собой, если принять во внимание, что они делятся и развиваются медленнее, чем диплоидные. Особенно если это не тетраплоидные клетки, а клетки высшей полиплоидии.

Между первоначально частично полиплоидным состоянием, вызванным экспериментально под влиянием того или другого агента, и полностью диплоидным растением, развившимся из него в результате победы его тканей над полиплоидными, стоят химерные растения, часть тканей которых состоит из диплоидных и часть — из полиплоидных клеток.

О таких химерах пишет Лутков (1928). Типичный пример такой же химеры представляет одно растение дрёмы, у которого тетраплоиден целый побег с относящимися к нему корнями, тогда как другие побеги диплоидны. Побег, построенный из тетраплоидных клеток, несет широкие, хрупкие и темнозеленые листья с громадными устьицами и большие цветки, тогда как на диплоидных побегах мы видим листья и цветки нормальных размеров.

Несмотря на то, что все эти ограничения препятствуют рассматривать этот диагностический признак как безусловный, все же он дает чрезвычайно много.

Но для того, чтобы пользоваться этим признаком, необходимо соблюдать некоторые условия.

1. Прежде всего необходимо установить средние размеры клеток у контрольных растений. Опыт показал, что обычно вполне достаточно измерить устьица на листьях 10 растений.

2. Для установления средних размеров замыкающих клеток необходимо брать листья на совершенно одинаковых стадиях развития, т. е. не только у растений одного возраста, но и имеющих одинаковое количество листьев или находящихся в начале бутонизации и т. п.

Практически мы брали у яровой ржи второй лист сверху при колошении, у озимой ржи — листья при выходе в трубку, у конопли — вторую пару листьев снизу, у дрёмы — восьмой лист розетки.

3. Брать определенное место листа. Мы предпочитали брать часть листа, находящуюся ровно посредине и около средней жилки.

4. Для измерения устьичного аппарата срывать эпидермис с нижней поверхности листа как менее страдающий от внешних неблагоприятных условий и нападений паразитов.

5. Измерять не только длину, но и ширину замыкающих клеток, вычисляя площадь устьичного аппарата. Вычисление площади дает нес-

равненно более чувствительный показатель, как это можно, например, видеть из сравнения следующих данных. Длина устьичного аппарата у контрольных растений яровой ржи равна 20,4 деления окуляр микрометра; у тетраплоида = 27,8 деления, т. е. различие меньше, чем в полтора раза. Тогда как площадь устьиц у контролей = 205,19 деления, у тетраплоида = 426,14 деления, т. е. в два раза больше. Кроме того, Хаберландт указывал, что многие замыкающие клетки устьиц видовых гибридов развиваются больше в ширину, чем в длину. Совершенно такое же явление можно наблюдать и у полиплоидов. Отсюда понятно, что именно площадь устьиц, а не их длина, характеризует полиплоидное состояние растений (диплоидное, гаплоидное или полиплоидное); но и этот признак на основании вышеизложенных соображений не может считаться безусловным.



Фиг. 9. Неправильная форма устьица того же растения. Ок. 20. Объект. 40

Ненормальная форма клеток, замыкающих устьица. Как уже указывалось выше, Хаберландт наблюдал различные отклонения от нормального развития устьиц у видовых гибридов. Сходные с этим формы можно наблюдать и у полиплоидных растений. Мы можем использовать в качестве примеров устьица тетраплоидного растения дрёмы № 259.

Устьица диплоидных растений дрёмы обладают чрезвычайно правильной формой. Единственными отклонениями от нормы мы находим только очень мелкого размера устьица, как бы недоразвитые. Причины такого недоразвития для нас неясны. Но у тетраплоида № 259 можно видеть разнообразные отклонения от нормального развития устьичного аппарата (фиг. 8 и 9).

Нам никогда не удавалось наблюдать, чтобы у полиплоида все устьица были нормального типа. Эти наблюдения показывают, что если необходимо быстро составить себе представление о полиплоидном или диплоидном состоянии растений и не иметь при микроскопе измерительных приборов или времени для производства этих измерений, то уже по ненормальным формам замыкающих устьиц можно судить о состоянии растения.

Величина ядер в клетках эпидермиса. Во многих случаях об увеличении наборов хромосом мы можем судить по величине ядер. Экспериментальное увеличение наборов хромосом в ядре проявляется в увеличении размеров ядер. Так, у яровой ржи мы наблюдаем следующее соотношение (табл. 2).

Таблица 2

	Число хромосом	Диаметр ядра
Диплоид	2n = 14	10,7
Триплоид	2n = 21	12,5
Тетраплоид	2n = 28	14,5
Октоплоид	2n = 56	12,5

Эта небольшая табличка чрезвычайно поучительна: с одной стороны, мы видим увеличение диаметра ядра от диплоидного к триплоидному, от триплоидного — к тетраплоидному. С увеличением числа наборов

хромосом увеличивается диаметр ядер. Но как только содержание хроматина перешло какую-то норму — в данном случае, когда число наборов хромосом повторилось 8 раз — диаметр ядра октоплоида сравнялся с диаметром ядра триплоида. Можно быть уверенным, что с дальнейшим увеличением наборов хромосом размеры ядра еще снизятся; тогда по величине ядер нельзя будет судить о полиплоидном состоянии. Помимо этого, увеличение размеров ядра не всегда связано с увеличением числа хромосом; достаточно указать на некоторые ненормальности в развитии, особые условия гидратации, нарушенное соотношение объема ядра к объему плазмы (Kern — Plasma — Relation).

Чрезвычайно интересна в этом отношении недавняя работа Гейтлера (Geitler, 1939), который показал, что у Gerris с увеличением числа хромосом наступает увеличение объема ядра, но, обратно, больший объем ядра не непременно указывает на увеличенное число хромосом. Среди различных примеров о «ложном росте ядра» вследствие увеличения ядерного сока Гейтлер указывает, что у Gerris клетки ганглиев остаются диплоидными во всех стадиях личинок и куколок, но ядра их сильно увеличены. Это увеличение идет исключительно за счет увеличения ядерного сока. На ряду с «раздуванием» всего ядра, это увеличение приводит к разрыхлению хромосом.

Таким образом и этот диагностический признак далек от того, чтобы быть безусловным, так как, с одной стороны, мы видели, что октоплоидные ядра равны по своей величине с триплоидными, а с другой — увеличение ядра может возникнуть вследствие процессов разбухания, не имеющих ничего общего с увеличением числа хромосом. Следовательно, этот диагностический признак не может иметь большее значение, чем размер клеток, замыкающих устьица.

Число ядрышек в ядрах. В громадном большинстве случаев число ядрышек является постоянной величиной и соответствует числу наборов хромосом. Экспериментальное увеличение числа хромосом у яровой ржи при действии кольхицина закономерно увеличивает число ядрышек. Как показали наши исследования, диплоидным ядрам ржи свойственны два ядрышка, триплоидным — три, тетраплоидным — четыре и октоплоидным — восемь (Бреславец, 1939). Для некоторых растений (рожь, конопля) это безошибочный диагностический признак.

В настоящее время мы разрабатываем методику для быстрого фиксирования и интенсивного окрашивания ядрышек, так как применяемые ацетокармин и гематоксилин после Карнуа, при ускоренной проводке, не удовлетворяют нашим требованиям. Необходимо установить не только число ядрышек, но и их относительную величину, так как ядрышки часто сливаются и дают начало более крупным образованиям, но в меньшем числе. Если разрабатываемый метод будет удачен, то будет найден быстрый и безукоризненный метод распознавания полиплоидов для некоторых растений.

Форма ядрышек. У наших полиплоидных дрём мы установили фантастические формы, которые принимают ядрышки в ядрах клеток первичной коры корешков. Уже один взгляд на эти необычайные фигуры может безусловно определить, что перед нами полиплоидная ткань (фиг. 10).

Пыльцевые зерна. Что величина пыльцевых зерен следует за увеличением наборов хромосом, это было известно первым исследователям экспериментальных полиплоидов. Об этом же говорят работы последнего времени: Рыбина (1939)—у подсолнечника и конопли; Лутков (1939)— у льна; Карпеченко (1938) — у ячменя; Бреславец (1939) — у озимой ржи; Мюнцинг (1939) — у Galeopsis; Левина (1939) — у петунии; Костова (1938)— в двух работах с Nicotiana. Но особенно разработан этот вопрос в работе Блексли и Сатиной (Blakeslee A., Satina S., 1937) над триплоидами Datura Stramonium. Для исследования было взято 1000 материнских клеток пыль-

цы из 34 цветочных почек. Так как микроспоры триплоидов содержат от 1 до 2 n хромосом, то величина пыльцевых зерен чрезвычайно разнообразна. Различные величины видны на самых ранних стадиях, но более очевидны на зрелой пыльце, у которой величина зерен полностью соответствует числу хромосом, находящихся в пыльцевых зернах, в которых можно встретить все числа хромосом от 12 до 24.



Фиг. 10. Необычайная форма ядрышек в полиплоидной ткани растения № 259. Ок. 20. Объект. 90

Особенно ясно проявляется пропорциональность объема пыльцевых зерен числу хромосом в сбалансированных хромосомальных типах. Пыльцевые зерна с 2 n хромосом у тетраплоидных растений почти ровно в 2 раза больше, чем зерна с 1 n соответствующего диплоида, например, у нарцисса в исследованиях Нагао (Nagao, 1935).

Это соответствие наблюдается, однако, не всегда. У наших полиплоидных форм конопли и дрёмы, величина пыльцевых зерен которых чрезвычайно колеблется при самых обыкновенных условиях произрастания, нам не удалось бы выделить полиплоиды на основании этого признака.

По отношению к морфологии пыльцевых зерен не раз делалось еще одно очень интересное наблюдение — что не только их величина, но и их выполненность содержимым может служить также для распознавания глубоких изменений в растениях.

Достаточно напомнить, что Костов (1930) открыл мутации у привоев по этому признаку, а также, что большое количество пустых (без плазменного содержимого) пыльцевых зерен служит указателем на гибридную или мутационную природу данных растений, чтобы оценить этот метод исследования.

Число хромосом. Казалось бы, подсчет хромосом в соматических или генеративных тканях может явиться самым достоверным критерием полиплоидного состояния. На самом деле, однако, и этот метод не всегда оправдывает себя. Не надо забывать, что при экспериментальном получении полиплоидов мы часто получаем химерное растение и, подсчитав число хромосом в одном побеге или даже в части его, мы можем вывести ошибочное заключение о состоянии этого растения. Мы можем напасть на один полиплоидный корешок и на основании этого сделать свое заключение, тогда как главная масса растения построена из диплоидной ткани. Точно так же легко сделать ошибку и в противоположном направлении, принимая полиплоидную форму за диплоидную на основании исследования небольшого диплоидного сектора в полиплоидном растении.

* * *

Считая свою статью первой попыткой объединения различных способов распознавания полиплоидов на разных стадиях развития, мы отнюдь не делаем пессимистических выводов о невозможности найти такие методы, но только хотим указать, что нельзя слепо полагаться ни на один из них, так как каждый из них может оказаться ошибочным. Но совокупность методов может служить достаточным критерием в этом трудном и ответственном деле.

И, наконец, абсолютным критерием полиплоидного состояния является потомство этого растения.

Ботанический сад МГУ
Москва

Поступило 1.VII.1940

ЛИТЕРАТУРА

1. Бреславец Л. П., Тетраплоидная форма озимой ржи, Сборник, посвященный президенту Академии Наук СССР В. Л. Комарову, стр. 143—152, 1939.
2. Карпеченко Г. Д., Экспериментальная полиплоидия и гаплоидия, Теорет. основы селекции, т. I, стр. 397—434, 1935.
3. Карпеченко Г. Д., Тетраплоидные шестирядные ячмени, полученные обработкой кольхицином, ДАН СССР, т. 27, № 1, стр. 48—51, 1940.
4. Лапин В. К., Получение амфидиплоидного базилика в результате воздействия кольхицином, ДАН СССР, т. XXIII, № 1, стр. 85—88, 1939.
5. Лутков А. Н., Тетраплоидия у льна, вызванная действием высокой температуры на зиготу, ДАН СССР, т. XIX, № 1—2, стр. 87—90, 1938.
6. Рыбин В. А., Получение тетраплоидов у Helianthus annuus путем воздействия кольхицином, ДАН, т. XXIV, № 4, стр. 370—373.
7. Рыбин В. А., Получение тетраплоидов у конопли путем воздействия кольхицином, ДАН СССР, т. XXIV, № 6, стр. 588—592, 1939.
8. Babcock E. B. and Stebbins G. L., The american species of Crepis, their interrelationships and distribution as affected by polyploidy and apomixis, Carnegie Institution of Washington, pp. 91—199, 1938.
9. Bergström I., On the progeny of diploid × triploid Populus tremula, Hereditas, V, 26, № 1—2, 114—190, 1940.
10. Geitler L., Die Entstehung der polyploiden Kerne der Heteropteren durch Chromosomenteilung ohne Kernteilung, Chromosoma, v. I, № 1, 1—22, 1939.
11. Haberlandt G., Zur Physiologie und Pathologie der Spaltöffnungen von Artbastarden, Sitzungsberichte d. preus. Akademie d. Wissenschaft., Phys. math. Klasse, 10, 115—151, 1934.
12. Kostoff D., Chromosomal aberrants and gene mutations in Nicotiana obtained by grafting, J. of Genetics, 1930, v. 22, № 3, 399—418.
13. Kostoff D., Studies on polyploid plants XX. Cytogenetic behaviour of the alloploid hybrids Nicotiana glauca × N. Langsdorffii and their evolutionary significance, Journal of Heredity, № 1, 129—209, 1938.
14. Levan A., Tetraploidy and octoploidy induced by colchicine in diploid Petunia, Hereditas, v. 25, № 2, 109—131, 1939.
15. Müntzing A., Further studies in apomixis and sexuality in Poa, Hereditas, v. 26, № 1—2, 114—190, 1940.
16. Nagao, Distribution of chromosomes in pollen grains Narcissus, Jap. Journ. Genetics, № 11, 1—5, 1935.
17. Randolph L. F., Cytogenetics of tetraploid maize, J. Agricult. Research., v. 50, № 7, 591—605, 1935.
18. Satina S. and Blakeslee A., Chromosome behaviour in triploids of Datura Stramonium. 1. The male gametophyte. Americ. Journ. Botany, v. 24, № 8, 518—527, 1937.
19. Sears E. R., Amphidiploids in Triticinae induced by colchicine, Journal of Heredity, v. 30, № 2, 38—43, 1939.
20. Smith H. H., The induction of polyploidy in Nicotiana species and species hybrids, Journal of Heredity, v. 30, № 7, 291—306, 1939.
21. Straub J., Zytogenetik 1. Polyploidie. Fortschritte der Botanik, v. 7, 261—279, 1938.
22. Straub J., Zytogenetik 2. Polyploidie. Fortschritte der Botanik, v. 8, 261—279, 1939.
23. Tometorp G., Cytological studies on polyploid Hordeum distichum, Hereditas, v. 25, № 3, 241—254, 1939.

L. P. BRESLAVEZ. METHODS OF DETECTING POLYPLOID PLANTS AT DIFFERENT STAGES OF DEVELOPMENT

SUMMARY

The methods of producing polyploid plants by means of colchizine treatment, which are becoming more and more perfectly elaborated, assure in cases of some plants almost 100% of success. In most plants, however, the frequency of such changes is expressed in some dozens or even only in some units percent. It is necessary to be able to detect the polyploid individuals in such plants at different stages of their development. At the earliest stage a mere visual evaluation is sufficient. The young polyploid plants are distinguished by their thickened and increased cotyledons, first leaves and hypocotyl and by a darker green colour of these organs. Not all plants, however, will retain these characters till maturity. In some of them the main polyploid shoot may be substituted by more quickly growing

diploid shoots, in others the competition between polyploid and diploid tissues may result in a victory of the latters. At the following stage of development microscopical methods of investigation may be successfully used particularly the measurements of the stomata cells and of the pollen grains. Increased stomata are an excellent diagnostic character for detecting polyploids. Its use enabled us to extract in the summer of 1939 8 tetraploids from a population of Melandrium alba and 2 tetraploids, 1 triploid, and 1 octoploid from a population of rye. This method is, however, limited by two factors namely: 1) by an untimely mastering by plants, pertaining to slowly growing species, of their polyploid condition, and 2) by a myxoploidy, i. e. by a coexistence of both polyploid and diploid tissues in the same leaf. Therefore it is necessary to stick to some rules in using the method in question, namely: 1) to determine the average size of the stomata in control plants; 2) to measure the stomata on the leaves of the same rank when they have reached their full maturity, measuring them on a definite place of the leaf and on the epidermis of its lower surface; 3) to measure not only the length of the stomata, but their breadth as well. The shape of the stomata, the size of the nuclei, the number and the shape of nucleus may also be helpful in detecting polyploids.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1940
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

А. А. КЛЫКОВ

МАТЕРИАЛЫ ПО БИОЛОГИИ СЕЛЬДИ-ЧЕРНОСПИНКИ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузеном)

Для использования волжских вод по заданию партии и правительства разработан и осуществлен проект Большой Волги, в котором предусматривается постройка, среди других, также Куйбышевского, Камышинского и Сталинградского гидроузлов.

Строительство Куйбышевского гидроузла, начавшееся в числе первых сооружений, связано с полным преграждением Волги плотиной, вследствие чего произойдет прекращение нерестовой миграции некоторых проходных рыб, в том числе черноспинки (Caspialosa kessleri gr.).

Как известно, черноспинка является одной из важнейших промысловых рыб. Самая крупная из сельдей, достигающая 0,5 м, черноспинка имеет вкусное и жирное мясо. Сельди вообще представляют собой прекрасный пищевой продукт, а черноспинка, благодаря ее качествам, в особенности. Спрос на сельдь, являющуюся предметом потребления широких масс населения, всегда громадный. Отсюда не трудно видеть, какое значение имеет дело сохранения и даже увеличения добычи черноспинки после сооружения Куйбышевского гидроузла, преграждающего путь проходным рыбам Волго-Каспия.

В связи с разрешением задачи интенсифицирования разведения проходных рыб, стоит вопрос предварительного изучения условий жизни сельди-черноспинки в реке, т. е. на местах ее нереста.

Материал по миграции черноспинки в р. Волге получен автором на основании:

а) непосредственных наблюдений за ходом и поведением сельди-черноспинки, путем лова ее плавными сетями и неводами в районах Камышин — Антиповка и Вольск в 1935 и 1936 гг.;

б) наблюдений и анализа уловов ее плавными сетями и неводами рыбаками-колхозниками (в количестве до 50 человек) в районах Камышин, Антиповка, Вольск, Саратов, Дубовка, Сталинград, Черный Яр, Соленое Займище, Копановская, Сероглазка и Замьяны (в 1935, 1936 и 1937 гг.);

в) специальных ловов тремя лодками наиопытнейших рыбаков в момент массового хода черноспинки в участках Вольск, Антиповка и Замьяны (в 1936 г.) и

г) материалов работ 1937 г. экспедиции ВНИРО и Саратовской рыбохозяйственной станции (в число членов экспедиции входил и автор в качестве руководителя группы по обследованию хода и распределения черноспинки в Волге). Наблюдения, сборы и опытные плава, организованные экспедицией, велись на пунктах: Замьяны, Никольское, Рынок, Антиповка, Саратов, Вольск, Печерское, Тетюши, Свияжск, Васильсурск — на Волге и Чистополь, Елабуга и Сарапул — на Каме.

Орудиями лова служили: в 1935 и 1936 гг. плавные сети, невода и крыги, а в 1937 г. — контрольные плавные сети с ячеями от 24 до 50 мм, невода и крыги.

В 1935 г. автором было просмотрено 5000 особей, в 1936 г. — 8000, из них 7000 черноспинок, 900 селедочек (новый вид) и 100 волжской; в 1937 г. — 400 черноспинок, 200 селедочек и 30 волжской. Отметим, что наши исследования относятся к поведению черноспинки, главным образом, в районе от с. Замьян до Камского Устья по р. Волге.

Ход черноспинки. Из года в год весною сельдь-черноспинка, побуждаемая созреванием половых продуктов, проходит из Каспия в р. Волгу. Известен также факт временной (на 8—10 дней в среднем) задержки ее в предустьевом пространстве Волги, что вызывается, как можно предположить, необходимостью после моря приспособиться к новым условиям существования в реке. Начало ее хода в реке как во времена начала развития промыслового лова этой сельди, так и теперь приходится на конец апреля и первые числа мая. Надо отметить, что за последние десять-двенадцать лет вход черноспинки в Волгу происходит в среднем на 6—10 дней раньше, чем это было с 1916 по 1926 г.

За 1935, 1936 и 1937 гг. лов первых экземпляров черноспинки приходится на 13—16 апреля в дельте р. Волги, что может быть связано с несколько более ранним наступлением за эти годы весеннего потепления воздуха в Нижней Волге. Начало весны за эти три года было в первых числах апреля и не позднее 18 апреля (1936 г.).

Температура воды и ход черноспинки. Температура воды в момент входа черноспинки в реку бывает не всегда одинаковой. Есть данные (Киселевич), что обычно вода в дельте к этому времени прогревается до +12°, но тот же автор указывает для 1922 г. +8°, оговариваясь, что сельдь вошла при низкой температуре воды. Наши наблюдения показывают, что в нижних участках реки (Замьяны) сельдь встречает более холодную воду, а чем выше по Волге поднимаются ее первые особи, тем теплее становится вода.

На табл. 1 приведена температура воды (на поверхности) в дни появления первых особей черноспинки по мере ее подъема вверх по реке за 1937, 1936 и 1935 гг.

Таблица 1

Температура воды за 1937, 1936 и 1935 гг., °C

Пункты	1937 г.	1936 г.	1935 г.
С. Замьяны	+ 5,3 18.IV	+ 5,0 8.V	+8,0 25.IV
Черный Яр	—	+ 7,0 15.V	—
Сталинград	+9,3 5.V	+10,0 21.V	+8,0 8.V
Антиповка	+9,4 7.V	+12,0 23.V	+8,0 10.V
Саратов	+9,8 12.V	+15,2 30.V	+11,0 19.V
Вольск	+10,1 14.V	+15,8 1.VI	+11,0 21.V
Ульяновск	+13,2 30.V	+18,0 10.VI	+16,0 2.VI

Факт наличия более высокой температуры воды в плесе Ульяновск—Вольск не случайный и подтверждается данными справочника по водным ресурсам СССР за 1934 г. (стр. 212) (табл. 2).

Как видно из табл. 2, факт более раннего прогрева воды, главным образом в первой половине мая, в плесе Тетюши — Вольск оказывается довольно постоянным. Данные Управл. ед. гидр.-мет. службы Саратовской и Сталинградской областей за годы с 1918 по 1937 говорят о том же.

В. В. Громов в трудах Татарского отделения Ин-та озерного и речного рыбного хозяйства 1935 г. приводит данные по температуре воды в участке около Казани за 1932 г., которые (если сравнить с темпера-

Таблица 2

Средние месячные, максимальные и минимальные суточные температуры р. Волги, °C

Температуры	Месяц	Тетюши	Вольск	Саратов	Камышин	Сталинград	Черный Яр
1. Максим. т-ры . . .	Апрель	+4	+3,8	+3,9	+3,2	—	+3,2
Средн. месячн. за период	Май	+15,4	15,8	14,6	14,1	13,1	14,6
2. Миним. т-ры . . .	Апрель	±0	+0,1	+0,4	±0	—	+0,4
Средн. месячн. за период	Май	8,5	6,2	5,7	5,5	8,5	5,9

турой воды в нижележащих плесах) подтверждают высказанное нами положение (табл. 3).

Таблица 3

Температура воды, °C

Пункты	11 мая	15 мая	6 июня	16 июня
Казань (устье Свияги)	+14,0	+16,0	+19,0	+20,0
Саратов	+12,0	+14,0	+16,0	+19,0
Камышин	+ 9,5	+12,0	+17,0	+19,0
Сталинград	+10,0	+12,0	+17,0	+19,5

Наконец, в 1937 г. мы имеем такие показатели:

Таблица 4

Температура воды, °C

Пункты	1 мая	6 мая	11 мая	18 мая
Камское Устье . .	+11,4	+11,2	+10,4	+10,8
Саратов	+ 9,9	+ 9,6	+ 9,8	+11,8
Камышин	+ 9,2	+ 9,4	+ 9,7	+11,8
Сталинград . . .	+ 7,0	+ 9,5	+10,2	+12,1

Таковы факты; давая объяснение им, мы предполагаем, что холодная вода с температурой +2°, +3°, по освобождении реки от ледяного покрова, последовательно передвигается с верхних участков в нижележащие, не успевая прогреваться солнцем. На ее же место притекает из-под тающего снега более теплая (+10°, +11°) вода, стекающая по земле, согреваемой солнцем, в Волгу и повышающая температуру волжской воды.

Мы упоминали выше, что более ранний прогрев воды в плесе Камское Устье — Саратов имеет место главным образом в начале весеннего половодья. В этот момент происходит передвижение первых стай черноспинки из низовьев Волги (Астрахань — Замьяны) в плес Саратов — Камское Устье. Начало хода черноспинки, ежегодно приходящееся на апрель, первые дни мая, по понятным причинам происходит в разные числа, то ближе к 15 апреля, то отодвигаясь на конец апреля или даже на май.

Моменты массового хода черноспинки, в общем, следуют за отклонениями сроков появления ее в реке, например, по пункту Саратов в 1937 г. сельдь появилась 12 мая, а массовый ход был 13 июня;

в 1936 г.— появление 29 мая, а массовый ход — 11 июня; в 1935 г. — появление 18 мая, массовый ход — 12 июня и в 1934 г. — появление 15 мая, а массовый ход — 9 июня.

Таким образом, судя по данным 1935—1937 гг., массовый ход происходит в среднем на 23 дня позднее времени появления черноспинки в Саратовском участке реки.

Температура воды к моменту массового хода черноспинки более высокая, чем в начале хода, и, как показывают наблюдения за ряд лет, достигает в среднем, на поверхности реки у с. Замьян от +12 до +14°, а в плесе Камское Устье — Казань и Камское Устье — Чистополь от +18 до +23°. Очень редко во время массового хода сельди температура воды поднимается до +24°, как это было в 1919 и 1921 гг., и даже до +26°, что наблюдалось в 1920 г.

Как правило, чем выше по течению находится пункт, тем более высокая температура наблюдается в воде во время подъема черноспинки. Например: массовый ход черноспинки в 1937 г. происходил при температуре воды у с. Замьян +12°,5; с. Никольского +15°,15; с. Рынок +15°,5, +16°,6; с. Антиповки +17°,7, +18°,1; Саратова +17°,5, +18°,2; Вольска +18°,1, +18°,3; Печерска +18°,0, +18°,1 и у г. Тетюшей +21°,4.

Конечно, из года в год разница между температурами воды в момент начала хода и массового передвижения черноспинки колеблется, но в общем картина повторяется с достаточным постоянством. Вот цифры за ряд лет по Саратовскому пункту (табл. 5).

Таблица 5

Температура воды в день хода черноспинки, °C

Годы	Появл. первых черноспинок	Т-ра воды в день появлен. черноспинки, C°	Дата массового хода черноспинки	Т-ра воды в день массов. хода черносп., °C
1937	12.V	+10,0	13.VI	+17,5
1936	29.V	+14,5	11.VI	+18,0
1935	18.V	+11,0	12.VI	+18,0
1934	15.V	+17,5	9.VI	+17,0
1933	30.V	+11,0	17.VI	+18,0
1930	15.V	+11,0	16.VI	+17,0
1929	7.VI	+16,6	20.VI	+18,0
1927	15 V	+ 9,5	18.VI	+20,0
1926	28.V	+12	9.VI	+18,5
1924	22.V	+12,0	24.VI	+17,0
1922	24.V	+16,0	23.VI	+20,5
1921	12.V	+17,0	14.VI	+24,0
1920	15.V	+18,5	19.VI	+26,0
1919	25.V	+17,5	25.VI	+24,5

Как видно из приведенной таблицы, температура воды во время массового хода (за редким исключением, как в 1934 г.) всегда выше, чем в начале хода.

Продолжительность хода. Перейдем к установлению общей продолжительности хода черноспинки. Если взять сроки появления в уловах в разных пунктах реки первых особей черноспинки и окончания ее продвижения вверх, то для 1937, 1936 и 1935 гг. мы получим следующую продолжительность хода (в сутках): в 1937 г. по р. Каме, у г. Сарапула — 15 и у г. Чистополя — 54. По р. Волге, у г. Тетюшей — 53, с. Печерского — 68, г. Вольска — 71, г. Саратова — 68, с. Антиповки — 72, с. Рынок — 72, с. Никольского — 80, с. Замьян — 78. В 1936 г. по р. Волге,

у г. Тетюшей — 32, г. Вольска — 45, г. Саратова — 31, с. Антиповки — 47 и с. Замьян — 45. В 1935 г. по р. Волге, у г. Вольска — 51, Саратова — 48 и с. Антиповки — 50 суток.

Как мы видим, продолжительность хода в нижележащих участках, например Замьяны — Никольское, в общем почти всегда больше, чем в участках, расположенных выше по течению р. Волги (Тетюши). На р. Каме, у Сарапула ход черноспинки продолжается очень короткое время (15 суток). Кроме того, чем выше по реке расположен пункт, тем позднее там начинается миграция черноспинки (см. в приложении «схему хода» сельди в 1937 г.).

Единичные особи черноспинки продолжают подниматься на места нереста, проходя Замьяновский участок даже в первых числах июля. Надо сказать, что ход черноспинки в Волге бывает или продолжителен, как, например, в 1937 г., когда эта сельдь у с. Замьян появилась в половине апреля и закончила свой подъем в июне, или, наоборот, очень краток, как это наблюдалось в 1936 г., когда у с. Замьян она подошла 6—7 мая и уже 20—21 июня ход ее прекратился.

Объяснение этим фактам надо искать в связи между продолжительностью половодья данного года (особенно длительностью второй половины паводка — от наступления максимального горизонта до меженя) и длительностью самого хода черноспинки в реке. Что между этими двумя явлениями имеется связь, можно видеть из табл. 6, составленной по Саратовскому участку р. Волги и характеризующей взаимоотношение между половодьем и ходом черноспинки за 1937, 1936, 1935, 1934 и 1933 гг.

Таблица 6

Взаимоотношение между половодьем и ходом черноспинки

Годы	Дата начала прибыли воды	Дата максим. гориз.	Начало хода	Дата меженя	Конец хода	Продолжительность половод.	Продолжительность хода черноспинки
1934	2.IV	27.IV	—	27.VIII	—	145 сут.	—
	—	—	9.V	—	19.VII	—	71 сут.
1937	21.III	10.V	—	27.VII	—	129 сут.	—
	—	—	12.V	—	20.VII	—	69 сут.
1933	26.III	16.V	—	2.VIII	—	132 сут.	—
	—	—	18.V	—	15.VII	—	58 сут.
1935	30.III	15.V	—	26.VII	—	122 сут.	—
	—	—	10.V	—	5.VII	—	55 сут.
1936	12.IV	28.V	—	22.VII	—	101 сут.	—
	—	—	29.V	—	1.VII	—	31 сут.

Дата начала хода чернопинки отмечалась с момента появления в уловах первых ее особей, а за дату окончания хода принималось время, когда сельдь в течение суток не попадала или ловились единичные экземпляры ходовой черноспинки. Допуская погрешности в точном фиксировании указанных моментов хода черноспинки, все же можно видеть связь между продолжительностью хода этой сельди и длительностью паводка. В особенности надо отметить эту зависимость от характера второй половины половодья, т. е. после наступления максимального горизонта.

Наши наблюдения 1936 г. показали, что температура воды не одинакова в разных частях р. Волги за период от начала паводка до наступления меженя и до окончания хода черноспинки. Вдоль левого берега, по пойме, температура воды на поверхности наиболее высокая для каждого данного дня, у правого берега она ниже на один градус,

а на стрежне, струе, идущей по наибольшим глубинам и с максимальной скоростью, еще ниже — на 0,2 до 0°,5, чем у правого берега.

С 30 июня 1936 г. против с. Антиповки температура воды на поверхности стала одинаковой +22°,4 С во всех частях русла. В Вольском участке, тогда же, разница в температуре воды на поверхности между струями, идущими вдоль левого берега, была на +0°,2 С выше, чем у правого берега, где течение стрежневой струи совпадает с течением вдоль правого берега.

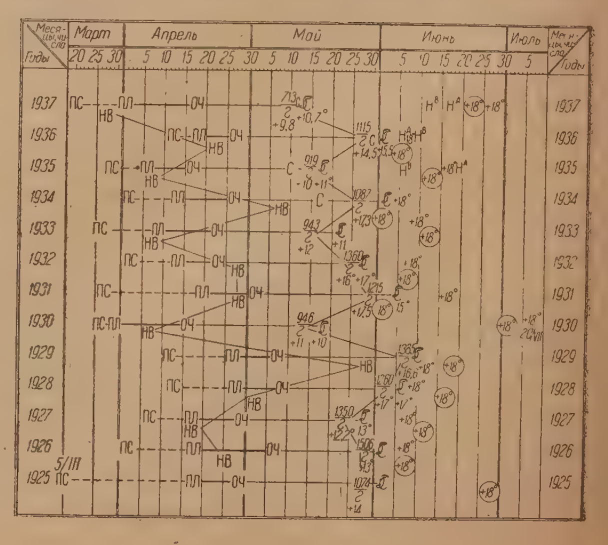
Опытные лова, проведенные нами в 1936 г. в Антиповском, Вольском и других участках за время от начала хода (конец мая) до 1 июня, показали, что, в основном, путь черноспинки лежал вдоль левого берега.

Реже черноспинка шла вдоль правого берега и, можно думать, не шла стрежнем, особенно в первую половину ее подъема вверх по реке. Организовав (с 8—13 июня 1936 г.) плавной лов на фарватере, в течение шести суток днем и ночью, мы здесь не имели ни одного случая попадания черноспинки, в то же время на плаву Калмыцком (Антиповский участок, левый берег) она ловилась по 3—8 штук в плав. 16—18 июня 1936 г., при спаде горизонта воды сельдь шла и ловилась над песчаным грунтом отмелей быстро обсыхающей поймы, а затем, при понижении уровня воды над этими песками до двух метров, черноспинка ушла ближе к фарватеру коренного русла.

Таким образом в 1936 г. наблюдался как бы зигзагообразный подъем черноспинки вверх по реке. Сельдь избегала напора самого быстрого течения струи, совпадающего с динамической осью потока, и только, когда уровень и скорость течения падали и одновременно с понижением уровня мелели воложки и левобережная пойма, черноспинка шла главным руслом или вдоль правого берега там, где имелись отмели-пески.

Условия паводка 1936 г. интересны тем, что половодье этого года являлось наиболее типичным, наичаще повторявшимся за последние 50 лет, при котором максимальный горизонт воды, в среднем, равен 11 м над 0 водомерного поста у г. Саратова. Поэтому условия хода черноспинки, связанные с горизонтом воды 1936 г., можно с достаточной вероятностью распространять и считать обычными для подъема этой сельди в годы со средним (10,5 до 11,5 м) паводком. 1937 г. с крайне низким (7,1 м) паводком явился исключением, резко отклоняющимся от средней величины.

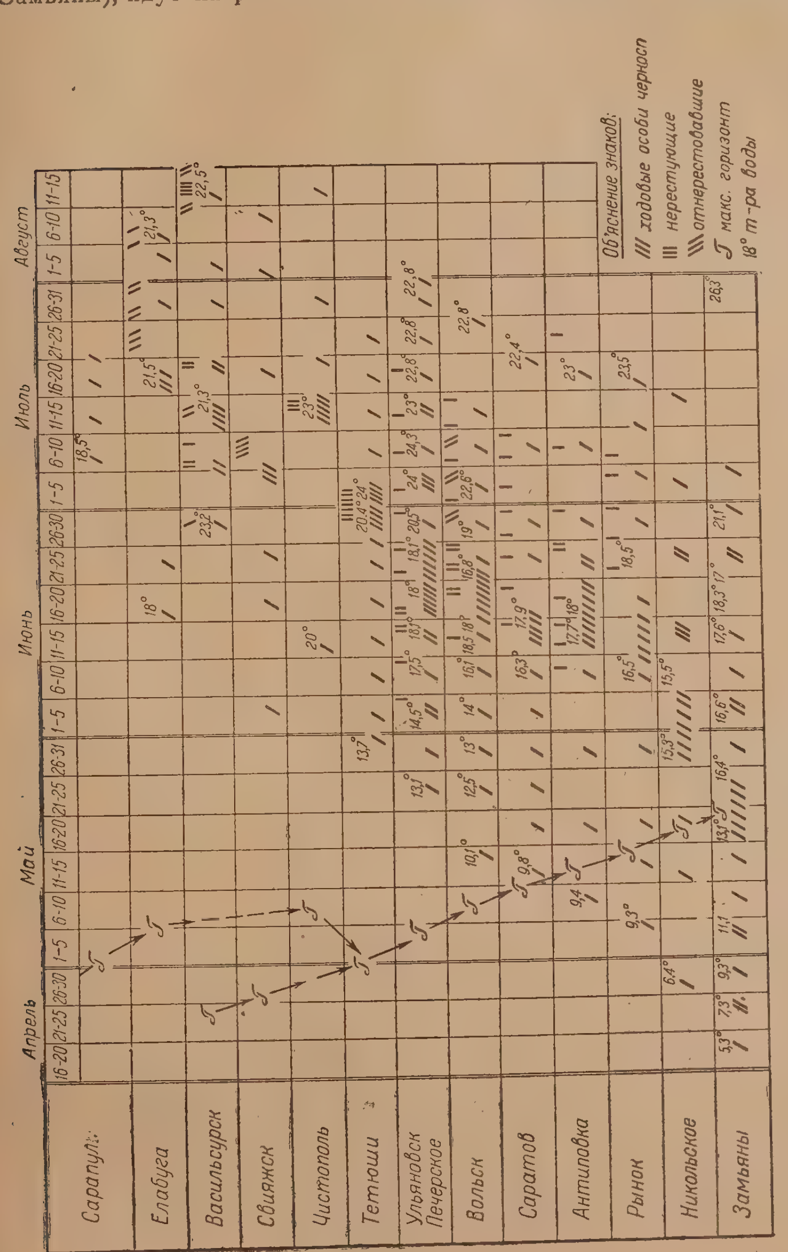
Можно сказать, что за время с 1877 г., т. е. за последние 60 лет, еще не было ни одного года с таким низким максимальным горизон-



Фиг. 1. График хода сельди-черноспинки с весны 1925 г. по 1937 г. с указанием колебания уровня воды в р. Волге, начиная с весенней прибыли до ее спада. *ПС*—1-я прибыль воды в Саратове; *ПЛ*—1-я подвижка льда; *t°*=+18° в Сталинграде, t°=+18° в Саратове; *г* — горизонт макс. в Саратове; *Г* — гориз. макс. в Сталинграде; *С* — первые стаи сельди; *НА* — нерест в Антиповке; *НВ* — нерест в Вольске; *ОЧ* — очистилась от льда; *НВ* — начало весны (+10° воздуха)

том. Даже такой исключительно маловодный год, как 1891, и то имел максимальный горизонт 7,53 м. Эти факты дают нам возможность предполагать, что ход черноспинки в 1937 г. происходил в значительной части по коренной Волге, в силу крайне низкого паводка. А так как черноспинка к моменту спада воды подошла к Саратовскому участку, то весь остальной путь по Волге и Каме она шла при условии неуклонно продолжающегося падения уровня.

Первые особи черноспинки, главным образом в нижнем участке (с. Замьяны), идут на расстоянии 250—300 м от берега, придерживаясь



Фиг. 2. График распространения сельди-черноспинки по р. Волге в 1937 г., начиная от с. Замьян до г. Васильсурска, и по р. Каме до г. Сарапула

(как это было нами установлено опытным ловом 2 мая 1936 г. и подтвердилось наблюдениями 1937 г.) стрежневой части русла. Продолжается это 4—6 дней, а затем, в связи с прогревом воды у берегов, черноспинка снова идет, как было упомянуто выше, ближе к берегу по менее глубоким частям реки.

Переходим к вертикальному распределению черноспинки в реке. Наблюдения 1936 г. (23 мая) показали, что глубина «Калмыцкого» плава у левого берега против с. Антиповки в это время была 8,5—9 м на расстоянии 25 м от берега. Из расчета высоты плавной сети и глубины плава установлено, что в первые дни своего появления эта сельдь шла на расстоянии 7—8 м от дна. 12 июня, когда горизонт воды понизился (на 20 см), сельдь стала попадать в стрежневой конец плавной сети, на глубине от 6 до 5 м от дна. В Вольском участке 2—6 июня при глубине в 5 м плава «Вольская воложка», сельдь ловилась на расстоянии 4,5 м от дна. С понижением горизонта ход сельди волжской прекратился, и она пошла по коренной Волге, вдоль острова Вольского. Глубина здесь была до 8 м, и сельдь ловилась на расстоянии 4—4,5 м от дна.

Опыты показали, что в 1936 и 1937 гг. в Антиповском участке черноспинка идет от 5 до 8 час. утра на 1—1,5 м от поверхности воды. С 10 час. утра сельдь опускается ниже — на 2 м от поверхности. 15 июня, когда температура воздуха поднялась до +25°, черноспинка шла на глубине 3—3,5 м.

Распространение черноспинки. Распространение черноспинки и высота ее подъема по Волге и Каме зависят от нескольких причин. Во-первых, от того количества ее, которое в данный год подошло к предустьевому пространству р. Волги, во-вторых, от гидрометеорологических условий, а в-третьих, от степени интенсивности ее вылова в море и дельте, что в свою очередь связано с размерами высоты половодья и сроком его наступления в дельте. Например, в 1919, 1920, 1921 и 1922 гг. когда в море лова сельди почти не было, а лов в дельте был слабый, черноспинка массой прошла в Среднюю Волгу, ловилась в промысловых количествах даже в плесе Куйбышев — Камское Устье и распространилась по Волге до Горького, а по Каме выше Сарапула.

Пониженная интенсивность ее вылова в море и дельте совпала с относительно большим подходом ее в эти годы к устьям Волги. Общий улов в эти годы всей сельди, в среднем, около 600 тыс. ц, из которых на черноспинку падает не более 200—240 тыс. ц. Напротив, в 1921, 1932, 1933 и 1934 гг., когда интенсивность вылова сельди была высока, а подходы ее были, повидимому, меньше, чем в прежние годы, распространение черноспинки ограничилось районом Вольска, где она ловилась единичными экземплярами. В 1937 г., когда распоряжением наркома пищевой промышленности СССР тов. А. И. Микояна было установлено с 28 мая запрещение лова сельди, черноспинка распространилась по Волге до с. Бармино в 45 км выше г. Васильсурска и по Каме до с. Раскольникова в 25 км выше г. Сарапула.

Быстрота подъема черноспинки. Скорость подъема черноспинки, в основном, как показали наблюдения, зависит от скоростей течения реки: там, где сельдь встречает большую скорость течения, быстрота ее подъема замедляется, и обратно. Например, в пункте, где черноспинка встречается с гребнем максимального горизонта воды (что обычно бывает в районе Саратова), быстрота ее подъема уменьшается.

Скорости подъема особенно значительно сокращаются выше Камского Устья, что, возможно, связано с актом нереста черноспинки, ослабевающей после икрометания.

Ход черноспинки, как мы видели выше, захватывает время как до наступления максимального горизонта, так и после. Местом встречи первыми стаями черноспинки максимального горизонта паводка является Саратовский район. До этого плеса первая стая черноспинки идет про-

тив увеличивающегося уровня воды и возрастающих скоростей течения, но все же меньших по сравнению с Саратовским участком, в связи с меньшим уклоном падения Волги. Выше Саратовского плеса эти условия противоположны: горизонт воды падает, и скорости течения, зависящие от высоты подъема воды, убывают к тому моменту, когда черноспинка поднимается последовательно в пункты, расположенные выше Саратова, Вольск — Куйбышев — Камское Устье и т. д.

Поскольку гребень паводка доходит к Камышину — Сталинграду — Замьяны после прохода в плесе Камышин — Замьяны первых стай черноспинки, она ниже Саратова идет против течения, имеющего меньшую скорость по сравнению со скоростями воды в Саратовском плесе.

Факты ежегодного появления черноспинки в Саратовском районе в момент прохождения гребня весеннего паводка (иногда на пять дней ранее или позднее дня максимального горизонта воды), кроме наших данных, подтверждаются многолетними наблюдениями рыбаков-колхозников сел. Синенькие, Золотое и Пристанное.

Быстрота подъема черноспинки в отдельных районах разная. От Замьян до Антиповки скорость ее передвижения вверх по реке постепенно возрастает, между Антиповкой и Саратовом скорость передвижения уменьшается. Выше Саратова до Вольска, т. е., переступив гребень паводка и максимальный напор течения, скорость подъема черноспинки снова увеличивается. После г. Вольска скорость хода уменьшается, а выше этого пункта, в районе Печерское—Куйбышев—Тетюши, достигает (1937 г.) максимальной скорости 60—70 км в сутки. Пройдя Камское Устье и по Волге и по Каме, быстрота подъема черноспинки резко падает. Надо полагать, что, подойдя к месту, где в данном году происходит наиболее интенсивный, массовый нерест, черноспинка здесь задерживается в связи с актом икрометания.

Расчеты и соображения о скорости передвижения черноспинки относятся исключительно к первой ее стае, особям, уловленным в данном пункте впервые за данную весну.

Ход в течение суток. В низовых участках Волги первые стайки, идущие ближе к фарватеру, передвигаются между 20 час. вечера и 24 час. ночи. (Например, в 1936 г., когда начался ход черноспинки в Замьянах, 22—25 мая, она ловилась по 6—13 штук после заката солнца, и такое же явление здесь наблюдалось в 1937 г. с 16 до 20 апреля, т. е. тоже в момент появления первых ее особей.)

Позднее, при массовом ходе, передвижение черноспинки, начинаясь в 3—4 часа утра, усиливается к полудню. Затем после 12 час. дня ослабевает, чтобы еще раз несколько усилиться к 18 час., и прекращается после 20 час. вечера. Однако для Тетюшского района мы в уловах 1937 г. имеем отступление от общего правила, что требует дополнительных наблюдений. Здесь неводной лов сельди, а следовательно, и ход ее приходился на вечерние часы, т. е. от 20 до 22 час.

Мы имеем некоторый материал о ходе самцов и самок в разные часы суток. 16 июня 1936 г. на участке от горы Шторм (ниже с. Сестренки, Камышинского района) нами было сделано 16 плавов сетью с 4 час. 30 мин. утра до 18 час. 5 мин. вечера, с учетом вылова отдельно самцов и самок.

В утренние часы преобладали самцы, а после 11 час. дня их в уловах не было. Самки, наоборот, стали попадаться больше к полудню и ловились, хотя и единично, даже до 18 час. вечера.

В начале нерестовой миграции, когда температура воды еще низка (+10, +11°), черноспинка идет плотнее с 12—15 час. дня, после того как солнце достаточно прогревает воду у берегов.

Во вторую половину хода, когда вода вообще потеплеет (+15, +16°) и на утренней заре ее температура будет +11, +12°, черноспинка начинает итти плотными стаями еще раньше, т. е. с 4—6 час. утра.

Характер хода черноспинки. Увеличение количества особей мигрирующей сельди от начала хода к максимуму его происходит неравномерно. Одновременно происходит изменение состава стай, а также размеров, веса и внешнего вида самих рыб. Разграничение одной стаи от другой не везде и не ежегодно можно наблюдать. Возможность выявления этого факта зависит от места лова, состояния погоды, характера паводка, его продолжительности, раннего или позднего наступления, что в свою очередь влияет на растянутость всего периода хода черноспинки или его кратковременность.

Например, в 1937 г. можно было только в Печерском участке выявить разграничение между первой стаей и второй при неводных уловах черноспинки. Так, ход первой стаи начался в VI пятидневку мая уловом в 2 кг и, поднявшись до 14 кг, снова снизился во II пятидневке до 2—3 кг, а с III пятидневки уже пошла вторая стая (улов 23,2 кг). Это доказывалось отличием самой черноспинки, т. е. по размерам, весу и другим признакам. В 1936 г. в Антиповке разграничение между первой стаей и второй было отмечено 5—6 июня. Первая, начало хода 23 мая, уловы по одной штуке в плав, затем плотность увеличилась к 31 мая до 3—4 штук и к 5 июня сошла снова на одну особь в плав.

6 июня подошла вторая стая, которую легко можно было отличить от первой по размерам, весу и т. д., и к 16 июня улов второй стаи поднялся до 10 особей в плав.

В зависимости от общей продолжительности периода хода в реке черноспинки в данном году, первая стая идет в среднем от 7 до 15 суток. В годы с длительным половодьем (1937 г.) период передвижения первой стаи обычно продолжительнее, чем в годы (1936 г.) с кратким периодом паводка.

Вторая стая, передвигающаяся непосредственно за первой и имеющая наибольшую плотность, идет продолжительнее всего. Для годов с кратким паводком вторая стая является в то же время и последней. Для 1937 и подобных ему годов наблюдается еще и третья стая, разграничение которой (во времени) от второй не всегда удается произвести из-за смешения особей сельди, неодинаковых по своему внешнему виду.

Вторая стая черноспинки достаточно отчетливо выделяется от первой в пределах от Замьян до г. Вольска, а выше г. Вольска, в особенности же от Тетюшей и по р. Каме, разграничения между первой и второй стаями провести невозможно. Основанием к делению всего стада черноспинки, вошедшего в данную весну в р. Волгу, на стаи послужило различие особей, идущих первыми, небольшими стайками, от особей, которые передвигаются позднее, в массовом количестве.

Первая стая состоит исключительно из черноспинки, а во второй, в конце ее хода, к черноспинке примешивается волжская сельдь и новый вид сельди, обнаруженный в промысловых количествах в Волге в 1935 и 1936 гг. (А. Клыков, отчет 1936 г., Всес. н.-и. ин-т речного и озерного хозяйства, рукопись).

Подразделение стада черноспинки на стаи, из которых вторая всегда имеет максимальную плотность, может быть произведено лишь в том случае, если, как например в 1935 и в 1937 гг., в Волгу прошло значительное количество производителей. Но все же, как было упомянуто, начиная от Вольского участка и выше по Волге, такого разделения провести не представляется возможным.

Черноспинка первой стаи имеет, в живом виде, яркую черно-синюю окраску по спине и серовато-серебристую по брюшку и бокам. Бока ее выпуклые. Самки, с незрелой икрой или выметавшие часть икры, имеют брюшко заостренное, но не опавшее с боков. Голова черная, ниже глаз, сквозь нежный покров просвечивают светлые, как бы перламутровые пятна. Рыба сильная, с упругим телом, крепкой кожей и хорошо дер-

жащейся чешуей. В брюшной полости рыб, уловленных в пределах Замьяны — Камышин, имеется внутриполостный жир.

Рыбы второй стаи имеют бледную окраску серого или сероватого цвета с желтыми пятнами по бокам, главным образом на жаберных крышках. Пятна круглой и овальной формы, 8—9 мм в диаметре. Черная окраска спины как бы выцвела. Сельди, идущие в конце второй стаи, покрыты желтыми пятнами по всему телу. Цвет их иногда изменяется в желто-зеленый. Бока рыб опавшие. Самки со зрелой икрой, не метавшие ее, имеют толстое, отвисшее брюшко. У самок, частично выметавших икру, просвечивают ребра и заметны желтовато-перламутровые пятна, которые заменили черный пигмент на голове. Рыбы слабые, с рыхлыми тканями. Полостного жира нет. Кроме того, на спине, впереди спинного плавника, а иногда на боку по близости, в 2—3 см от жаберной крышки, заметны большей частью круглой формы изъязвления. У рыб, идущих в начале второй стаи, видны только желтовато-розовые налеты с двухкопеечную монету, на местах которых образуются впоследствии ранки-язвы. Черноспинок с язвами в Антиповском районе в 1936 г. от 14 до 19 июня было до 2% к общему количеству уловленных особей, в Соленом Займище и Черном Яру от 3 до 4 июля 1936 г. — 20% с язвами. В 1937 г. в р. Замьяны таких сельдей не было обнаружено, а в Антиповском районе с 20 июня по 5 июля рыб с ранками-язвами было 2% к общему количеству уловленных черноспинок.

Происхождение язв может быть объяснено, во-первых, тем, что сельдь вторых стай как рыба со слабой кожей, проскакивая через сетку, сбивает чешую и сдирает кожу, натягивая на себя ячею; делается ранка, которая разбаливается (увеличивается) и остается на теле. Во-вторых, основываясь на виде, форме, а отчасти на местах нахождения ранок, можно думать, что это следы присасывания миноги. Что минога в это время встречается в предустьевом пространстве и в Нижней Волге общеизвестно, но если бы удалось удостовериться, что минога в массовом количестве держится здесь в момент хода черноспинки, то этот факт дал бы возможность с большей достоверностью предполагать о происхождении язв вследствие присасывания миноги. Оставалось бы осветить вопрос, почему минога не присасывается (или нет следов) к сельди первой стаи и большинству черноспинок последних стай.

Переходим к характерным признакам черноспинки миграции 1937 г. по их размерам, весу, половому составу и состоянию половых продуктов. С начала хода черноспинки в Волге по 31 мая средние размеры самцов — 40,8 мм и самок — 42,8 мм, после 1 июня самцов от 38,7 до 36,8 мм, а самок от 39,7 до 39,6 мм. Вес самцов до 1 июня 844 г и после 1 июня от 763 до 652 г, а самок до 1 июня 1033 г и после 1 июня от 858 до 804 г. Половой состав до 1 июня: самцов — 70,1%, а самок — 29,9%; после 1 июня самцов от 37,0 до 17,7%, а самок от 63,0 до 82,3%.

Возраст черноспинки, по данным 1935, 1936 и 1937 гг., колеблется от трех до семи лет, причем во все периоды хода, с начала до окончания его, встречаются особи всех возрастов, т. е. 3, 4, 5, 6 и 7-летние особи. Преобладающий возраст пятилетний.

В отношении размеров надо сказать, что максимальный размер черноспинки, уловленной в 1937 г., равнялся 520 мм, что же касается минимального размера, то его указать не представляется возможным, пока не будут выработаны точные систематические признаки видов сельдей, входящих в Волгу. Есть основание предполагать, что минимальный размер черноспинки, входящей в Волгу, равен 290 мм, но в виду наличия одновременно с черноспинкой в Волге, в одних и тех же местах, «малотычинковой волжской сельди», приходится сельдей, по всем наружным признакам принадлежащих к черноспинке, но имеющих размеры ниже 310 и до 230 мм, относить к разряду невыясненных по видам.

Черноспинка первого периода крупнее, чем рыба, идущая позднее, после 30 июня. Увеличение же размеров, а соответственно и веса некоторой части черноспинок в конце хода можно объяснить появлением вновь крупных экземпляров черноспинки в данном плесе реки, но уже скатывающихся вниз по течению после нереста, и подходом снизу запоздавших единичных особей.

Подсвежка и ход черноспинки. Общеизвестен факт, что черноспинка, подойдя к устьям р. Волги, семь или девять суток, а иногда и больше здесь задерживается. Возникает вопрос, что является импульсом к подъему черноспинки по р. Волге? Сообщим, в связи с этим, следующие факты. Надо предварительно подчеркнуть, что речь будет итти о появлении в реке первой стаи, а не о массовом ходе сельди, развитие которого в значительной мере может зависеть от гидрометеорологических условий, в частности от силы и направления ветра, подувшего в момент массового подхода сельди к предустьевому пространству Волги. Как известно, штормовые ветры могут нарушить нормальность массовой миграции сельди из моря в Волгу.

Итак, в Саратовском участке (район с. Золотого) черноспинка ежегодно появляется в период наступления максимального горизонта воды, на 3—5 дней позднее или раньше. Время наступления максимального горизонта у Саратова в среднем за пятьдесят лет приходится на 27 мая, с отклонениями: самое раннее 10 мая (1921 г.) и самое позднее 20 июня (1902 г.). Когда максимальный паводок наступает 27 мая, тогда черноспинка появляется в уловах около этого числа. Если происходит в данном году изменение срока наступления паводка в ту или другую сторону, то и черноспинка (соответственно) появляется в Саратовском районе раньше или позднее. Наступление весеннего ледохода в Саратовском районе обычно 27 апреля. Ледоход в среднем продолжается 16 суток. Максимальный паводок наступает в среднем через 29 суток после очищения Волги от льда. Наконец, первая весенняя прибыль воды в Саратовском районе наступает 28 марта, с отклонениями: от 7 марта (1914 г.) до 30 апреля (1907 г.).

С этого момента развивается весеннее половодье реки и происходит нерестовая миграция черноспинки в Волгу (см. график: ход сельди и гидрологические факторы). В 1937 г. первая прибыль весенней воды (Саратов) была 21—22 марта. Докатилась эта вода до Астрахани к 10—11 апреля, т. е. за 20 суток при средней скорости передвижения 45 км в сутки.

Через двое суток подсвежка дошла до предустьев Волги, где в это время, 12—13 апреля, уже была черноспинка. Как мы видели выше, черноспинка отмечена в уловах 1937 г. в Саратовском районе первый раз 12 мая, т. е. через 30 суток после того, как подсвежка докатилась до взморья, где находилась сельдь.

Таким образом можно допустить, что черноспинка появилась в Саратовском районе примерно через 50 суток после начала, здесь же, весеннего подъема воды, которое происходит еще подо льдом. В 1936 г. первая прибыль воды была (у Саратова) 12 апреля, и черноспинка появилась у Саратова 29 мая, т. е. через 47 суток. Такое совпадение позволяет думать, что наши расчеты о скоростях передвижения подсвежки до предустьевого пространства достаточно правильны.

В 1935 г. первая прибыль воды (у Саратова) была 30 марта, и черноспинка первый раз была поймана здесь 18 мая, т. е. через 49 суток.

Эти факты позволяют высказать соображение, что если в данном году подсвежка начинается раньше, то и черноспинка появляется в Саратовском районе раньше — во второй декаде мая, как это мы видели в 1937 и 1935 гг. Если же прибыль весенней воды начинается позднее (1936 г.), то и черноспинка появляется позже — в самом конце третьей декады мая.

Время первой прибыли весенней воды, продолжительность ледохода и срок наступления максимального горизонта имеют между собою теснейшую связь.

Поскольку между этими явлениями существует такое взаимоотношение и если допустить закономерность между сроком появления подсвежки в море и началом входа в Волгу черноспинки, то станет понятным, почему первые стайки черноспинки ежегодно появляются в Саратовском районе в период наступления максимального горизонта.

Размножение черноспинки

Сельдь-черноспинка одна из тех проходных рыб, которая идет для икрометания почти исключительно в р. Волгу. Еще не было случая, чтобы нерест ее наблюдался в море, что же касается захода единичных особей ее в другие реки, впадающие в Каспийское море, то есть указания (1912 г.) на поимки черноспинки в реках Урал и Кума.

Условия нереста. Весь цикл размножения черноспинки тесно связан с характером весеннего паводка данного года; к этому положению приводят наблюдения за 1935—1937 гг. Мы уже знаем, что паводок 1936 г. был равен среднему максимальному горизонту за последние шестьдесят лет, с 1876—1936, поэтому данные 1936 г. можно с вероятностью распространить и считать, что условия этого года обычны для нереста черноспинки. Паводок же 1937 г. был исключительным по чрезвычайно низкому горизонту, и, таким образом, можно было наблюдать нерест черноспинки при условиях, резко отклоняющихся от нормальных и притом в сторону малого паводка, что имеет исключительно важное значение, поскольку в результате исследований и опытов желательно выявить пути к интенсификации разведения сельди в условиях осуществления проекта Большой Волги.

Наблюдения 1935—1937 гг. показали, что области нереста черноспинки находятся в разных географических пунктах р. Волги и определяются наличностью благоприятных условий. Два из этих условий являются постоянными; первое — нерест начинается после прохождения максимального горизонта весеннего паводка в местах икрометания и второе — повышение температуры воды на местах нереста до +15° С и выше, причем максимальный нерест происходит главным образом при +18° С. Например в 1936 г. в районе Куйбышев — Печерское максимум горизонта воды был 21—22 мая, а нерест черноспинки — 8—24 июня при температуре воды +19°; +22°, 5 С. В районе Камышин — Антиповка максимальный горизонт воды был 30 мая — 1 июня, а нерест 6 июня — 1 июля при +19°,0; +23°,0 в воде. В 1937 г. в районе Куйбышев — Печерское максимальный горизонт воды был 4—5 мая, а нерест — 11 июня — 2 июля при +17°,5; +22°С в воде. В районе Камышин — Антиповка максимальный горизонт воды был 11—12 мая, а нерест черноспинки — 19—29 июня при +17°,2; +20°,3 С в воде.

Напоминаем, что черноспинка встречает гребень паводка ежегодно в районе Саратова и поэтому нерест выше Саратова происходит после наивысшего горизонта. В районе же ниже Саратова — Сталинград — Замьяны — температура воды, при которой происходит нерест, наступает позднее прохождения гребня паводка, например в 1937 г. температура воды при наступлении наивысшего горизонта была у Сталинграда +10°,2 (11 мая), а у Замьян +13°,2. Нерест черноспинки ниже Сталинграда обычно происходит после прохождения гребня паводочной волны.

Верхняя грань мест размножения черноспинки определяется пределами распространения этой сельди по Волге до Горького, а по Каме до г. Молотова. Нижняя граница, как показали наблюдения 1935—1937 гг., расположена в районе Сталинграда.

Принимая оптимальную температуру воды +18° С как одно из условий массового нереста, мы допускаем, что черноспинка, идущая последней из Каспия в Волгу, может метать икру и ниже Сталинграда. В 1936 г. таких запоздалых, икромечущих особей мы ловили 29 июня — 1 июля у с. Ветлянская и 3—4 июля против с. Соленое Займище.

Нами выявлены границы областей возможного нереста черноспинки, но в пределах указанных выше границ нерест происходит не повсеместно, а на определенных значительных (2—5 км) протяжениях русла и на ограниченных местах.

Изменения мест нереста черноспинки и их протяжение находятся, не касаясь других причин, в связи с меняющимся уровнем воды данного года, температурой воды и переменой физических условий русла. Пока выясним роль в этом отношении весеннего паводка и температуры воды.

Говоря о нерестилищах черноспинки на Волге, надо подчеркнуть влияние весеннего паводка на жизнь этой рыбы. Черноспинка появляется в реке, как мы уже знаем, с началом прибыли весенней воды, и весь цикл ее размножения тесно связан с характером паводка данного года.

По материалам гидрологических наблюдений за истекшие пятьдесят лет можно видеть, что наивысший горизонт воды на Волге чаще всего достигает 10,5—11,5 м (над нулем водомерного поста г. Саратова),— это будет средний паводок. Реже бывают высокий паводок, когда горизонт воды достигает 13 или 14 м, и низкий паводок, при котором вода поднимается только до 9—9,5 м. Кроме того бывают исключительные годы как по громадному подъему воды до 14,93 м, например 1926 г., так и по крайне низкому горизонту — 7,13 м, как это было в 1937 г.

Отметим, что ширина Волги, включая пойму, примерно, равна при среднем паводке от 2,5 до 5 км, при высоком до 15 км, а при низком от 0,5 до 1,9 км на участке от Камского Устья до г. Сталинграда. Пойма Волги разделена протоками, «воложками», образуя высокие, поросшие лесом, острова, главным образом от г. Сызрани до с. Рынок Сталинградской области. Слияние ниже острова двух течений: одного из воложки, а другого по коренной Волге, носит местное название «двойник или рубец». Кроме того, на Волге, особенно во время полой воды, образуются водовороты «суводи» (фиг. 3) как у лугового, так в особенности у горных берегов р. Волги выше Сталинграда до Камского Устья. Чем выше горизонт и чем шире разольется весенняя вода Волги, тем больше образуется водоворотов и проточных воложек, которые дадут слияние двух течений позади омываемых ими островов.

Весенний паводок 1936 г. у Саратова достиг 11,69 м и был равен среднему максимальному горизонту за время с 1876 по 1936 г. Воложки рано образовались и были проточны, а у горного берега были залиты гряды, выступающие из оврагов. Благодаря большему подъему воды оказалось значительное количество участков с обратным течением. Таким было состояние реки от начала подъема воды до половины июня, и черноспинка в этот период нерестилась там, где образовались водовороты и двойное течение за островами.

В следующий период, после 16 июня, мы видели нерестующую черноспинку главным образом в русле реки, но вдоль правой (по течению) стороны островов над песками и отмелями, которые через пять-шесть суток начали выступать на поверхность. Отмели, выступающие наружу с левого и правого берегов, постепенно суживали ширину реки, и это обстоятельство, если бы произошло раньше, могло во вторую половину нерестового периода заставить черноспинку нереститься исключительно на русле Волги. 2—4 июля горизонт воды упал почти до меженя, течение в воложках прекратилось, скорость его на фарватере снизилась до 0,80 м/сек, вслед за этим большинство водоворотов исчезло.

Теперь сравним 1937 г. Максимальный горизонт воды в этом году у Саратова был 7,13 м, или на 4,56 м ниже паводка 1936 г. Нерест черноспинки начался, когда горизонт воды упал до 2,95 м, а прекратилось икрометание при снизившемся уровне до 1,6 м.

Что же произошло с местами нереста? Там, где в 1936 г. были водовороты и наблюдался интенсивный нерест, например у горы Шторм рядом с с. Сестренки, Камышинского района, в 1937 г. из-за низкого уровня паводка их почти не было и не был отмечен нерест.

В 1937 г. не было отмечено икрометание черноспинки ниже острова Вольского, а в 1936 г., при интенсивном стоке воды Вольской воложкой, там было обнаружено большое количество особей с текучей икрой.



Фиг. 3. Место икрометания черноспинки: «суводь» у правого берега Волги

В 1937 г. нерест еще продолжался, когда уровень воды опустился до 1,75 м в части главного русла.

Располагая фактами наблюдений нереста черноспинки на Волге в течение 1935 и 1936 гг. со средними максимальными горизонтами и 1937 г. с очень низким горизонтом, можно предположить следующее.

В годы со средним (10,5 до 11,5 м у Саратова) и высоким (13—14 м) горизонтом воды черноспинка в начале нереста мечет икру более интенсивно там, где имеется замедленное или обратное течение, и в конце нереста, после спада воды, может нереститься и по самому руслу.

В годы с низким (9,5 м и ниже) паводком, в течение почти всего периода нереста черноспинка главным образом нерестится по руслу реки и в тех двойниках и суводьях, которые существуют очень короткое время и то лишь в момент самого начала спада воды. У нас имеются наблюдения за два маловодных года — 1937 и 1935.

Паводок 1937 г. достиг 7,13 м и паводок 1935 г.— до 9,1 м. Максимальные горизонты были в 1937 г. — 10 мая и в 1935 г.—15 мая. Нерест в районе Саратов—Камышин начался: в 1937 г. 14 июня, позднее на 35 дней дня наступления максимального горизонта, а в 1935 г. 7 июня, на 23 дня позже дня наивысшего горизонта.

Таким образом вследствие спада и без того низкого уровня воды и отсутствия водоворотов и двойников в 1935 и 1937 гг. черноспинке негде было производить нерест, кроме как на значительных по своему протяжению участках русла. Особенно это явление было ярко выражено

в 1937 г., когда нерест начался (14 июня) при горизонте всего лишь в 3,2 м и закончился (1 июля) при высоте в 2 м.

Итак, в зависимости от характера паводка данного года, нерест черноспинки, повидимому, происходит на нерестилищах, имеющих незначительное протяжение (водовороты, двойники), где интенсивность нереста является наивысшей по сравнению с прочими участками реки, или по всему руслу Волги. При этом в годы среднего и выше среднего паводков начало нереста, надо думать, происходит на специальных нерестилищах, а его конец по всему плесу.

Нерест черноспинки происходит всегда после гребня паводочной волны, который проходит у Саратова в среднем 27 мая, иногда запаздывая или являясь на несколько дней раньше в зависимости от наступления времени ледохода. Кроме того, по наблюдениям 1935—1937 гг. замечено, что чем раньше в данном пункте наступает максимальный горизонт, тем позднее происходит нерест черноспинки. Например, в 1937 г. нерест запаздывал от 37 (у г. Вольска) до 46 суток (у г. Саратова), а в 1936 г. — от 6 (у с. Антиповка) до 13 суток (у г. Вольска) против даты максимального уровня.

Проследив соответствующее изменение температур воды, можно заметить взаимоотношение между указанным явлением и более быстрым наступлением прогрева воды при поздних паводках. По данным Управл. ед. гидр.-мет. службы за двенадцать лет, с 1926 по 1938 г., средняя температура воды во время максимального горизонта, с учетом времени его прохода, по Саратовскому участку была: при раннем паводке (с 15 по 17 мая) +11°,0 С, при среднем (с 25 по 30 мая) +14°,5 С и при позднем паводке (с 1 по 7 июля) +17°,0 С.

Еще приведем данные по температуре воды в день поступления максимального горизонта за отдельные годы по Саратовскому пункту: за 1930 г. при раннем паводке +11°,0 С, при нормальном в 1936 г. +14°,5 С и при позднем в 1929 г. +16°,6 С; по Сталинградскому пункту: за 1930 г. при раннем паводке +10°,0 С, при нормальном в 1936 г. +16°,6 С и при позднем в 1929 г. +18°,0 С.

Рассматривая сроки наступления нереста черноспинки, мы видим, что массовый нерест происходит в разное время в зависимости от условий, связанных с наступлением в данном году паводка.

Температура воды и нерест. Наблюдения 1936—1937 гг. показали, что икрометание черноспинки происходило при температуре воды в среднем +18° С с колебаниями от +15 до +23° С. Например, в 1936 г. 6 июня у Антиповки была поймана первая черноспинка, имевшая совершенно зрелую икру, готовую для оплодотворения. В этот день температура воды дошла и установилась до +19°,0 С и больше уже не понижалась, 8 июня были пойманы сельди (7 штук) с текучими икрой и молоками — нерест начался. В Вольском участке нерест в 1936 г. начался тоже 8 июля и температура воды была +19°,2 С. В самый верхний, Ульяновский район, черноспинка в 1936 г. дошла до 10 июня, когда температура воды, еще за день раньше — 9 июня, поднялась до +19°,0 С.

В 1935 г. попадание самок с текучей икрой наблюдалось нами у Антиповки тоже при температуре +19°,0 С.

В 1937 г. в районе Тетюшей и выше по Волге, а равно и по Каме нерест происходил (по данным А. Я. Недошивина) при температуре воды от +20°.

Обращает на себя внимание факт прекращения нереста черноспинки при резком понижении температуры воды. Это обстоятельство было нами замечено еще в 1935 г., но особенно обратил на себя внимание в 1936 г. такой факт: в Вольском участке 10 июня, когда стали ловиться самки с текучей икрой, температура воды начала снижаться и к утру следующего дня упала до +18°,0. Нерест, начавшийся еще 9 июня, резко сократился 11 июня, а 12 июня совершенно прервался на три дня, возобновившись

16 июня, когда температура воды снова поднялась сначала до 19°,0 С, а затем до +22° С (на поверхности реки).

Судя по данным непосредственных наблюдений, сводящихся к поимке текучих особей отнерестившихся черноспинок, а также оплодотворенной икры этой сельди, наступление и окончание периода нереста черноспинки на протяжении Куйбышев — Камышин можно определить следующими данными. Весь период размножения в среднем продолжается с июня по август (50—60 дней). В частности, по участкам в 1937 г. Куйбышев — Камышин: с 1 июня по 25 июля; Васильсурск — 10 июня по 15 августа; Чистополь — Елабуга (на Каме) 15—20 июля. Массовый нерест черноспинки происходит почти одновременно от Куйбышева до Камышина (1936 г.).

Интенсивность нереста как на протяжении всего периода, так и на разных участках — плесах р. Волги, не одинакова. В 1937 г. мы имели наиболее интенсивный нерест в районе Сызрань — Хвалынск, слабее в Вольске и очень слабый в районе Камышин — Антиповка. Количество ловимой икры в Вольском пункте было значительно больше, чем в Печерском и Антиповском участках.

Некоторое увеличение, начиная с 1 июля, количества икры на плесе Рынок, расположенном в 10 км выше г. Сталинграда, можно отнести за счет нереста, кроме черноспинки, еще волжской типичной и малотычинковой и, может быть, нового вида «селедочки» (отчет А. А. Клыкова, рукопись 1936 г. Сар. р.-х. ст.).

Разница в интенсивности нереста на разных участках реки есть явление постоянное и, согласно наблюдениям за последние годы, может быть объяснена неодинаковой степенью зрелости икры черноспинок в разных местах.

Интересно остановиться на рассмотрении интенсивности нереста черноспинки в таком высоко расположенном по Волге районе, как Тетюши. Здесь первые текучие самки появились 17 июня в количестве всего двух экземпляров; до 28 июня текучих самок в уловах не было, 28 июня их оказалась 33 особи. В период же с 28 июня по 2 июля, т. е. за пять дней, было добыто 283 текучих самки и 320 самцов. После 3 июля уловы упали до 13 штук, и ход и нерест прекратились (А. Я. Недошивин, отчет по изуч. биолог. черноспинки в пределах ТАССР, рукопись).

В то же время продолжительность нереста далеко не одинакова в разных участках реки. В самом высоком по течению Волги районе — Васильсурском и также в Тетюшах черноспинки с текучей икрой наблюдались всего два дня, а в Печерском районе Куйбышевской области нерест в 1937 г. длился не менее 40 дней.

Процесс нереста. Мы имеем материал, который позволяет до некоторой степени представить себе процесс нереста. Еще в 1935 г. автором ниже о-ва Шишкина, Антиповского участка, наблюдался нерест 7 июня и на «Сестренкинской» суводи того же района — 22 июня. В том и другом случаях икрометание происходило теплым и тихим утром около 5 час. утра, т. е. после восхода солнца. Сельдь выбрасывалась на поверхность воды, так что можно было видеть часть спинки и слышать три-четыре всплеска волн в одном месте, от которого затем шли круги по воде.

В плавную сеть черноспинка в эти часы попадалась по три-четыре особи почти рядом друг с другом. Такая же картина наблюдалась, по словам рыбака Вольского района И. Пантелеева, ниже острова Вольского, ближе к луговому берегу, на глубине до 4 м Вольской воложки при выходе ее в Волгу.

В следующем, 1936 г. автором производились опытные лова черноспинки у горного берега, ниже горы Шторм (Шишка, Сестренкинский участок, Камышинский район), 16 июня в 6 час. утра с рыбаком-колхозником с. Антиповки В. М. Денисовым.

При облове суводей-водоворотов были пойманы в плавную сеть во время второго плава одна самка черноспинки и два самца: у самки вытекали остатки зрелой икры, у самцов текли жидкие молоки. Самка попала в ячею нижней подборы (веревки) сети, а выше ее на 2—4 ячей сети запутались самцы черноспинки, все вместе образовав нерестовую группу. Во время третьего, пятого, девятого (14 час. 30 мин.) и десятого (15 час.) плавов самки попадали в нижнюю половину сети, а самцы немного выше, т. е. в середину плавной сетки. Икра и молоки свободно вытекали. У четырех самок, из двенадцати уловленных в этот день, были остатки зрелых яиц. В 1937 г. разъездной группой сельдевой экспедиции непосредственно наблюдался нерест в нескольких участках Волги: у песка Толстый, о-ва Кольцевой, против Вольска и против Саратова. Ниже по течению была поймана оплодотворенная икра черноспинки. В трех случаях нерест черноспинки происходил после 17 час. и до 20 час. и в одном — от 6 до 7 час. утра. Движения сельдей по воде были прямолинейные, на расстоянии от 5 до 20 м каждый раз в ином направлении.

Попадание самцов и самок группами (одна самка — три самца), при наличии наружных повреждений (сбитость чешуи на боках) может говорить о том, что в процессе нереста у черноспинок происходит нерестовая игра, при которой, возможно, рыбы трутся друг о друга.

Часы нереста. Факты показывают, что нерест черноспинки происходит утром с 3—4 час. и после полудня с 16 час. до захода солнца. Ночью нерестовая игра черноспинки ни разу не замечалась. В 1937 г. массовый нерест в плесе Куйбышев — Хвалынск непосредственно наблюдался от 14 до 20 час. пополудни.

Порционность икрометания. Кладка икры самками черноспинки производится в несколько приемов, и длительность этого процесса продолжается несколько дней.

Вытекающие зрелые яйца имеют диаметр от 1,3 до 1,5 мм, и если принимать, что черноспинка мечет икру только тремя порциями, то (считая каждую по 60 000 яиц) объем одной порции зрелой икры оказывается чрезмерно велик для объема брюшной полости этой сельди.

Мы не могли за годы наблюдений отметить последовательности в подъемах кривой нереста, которых (подъемов) при трех порциях икрометания должно быть тоже три и между ними два падения кривой. Наоборот, попадание производителей с текучими икрой и молоками и соответствующие уловы икры продолжаются на данном участке нереста 22—25 дней без перерыва.

Факты убеждают нас в том, что громадное большинство (если не все) самок черноспинки мечут икру мелкими частями, поднимаясь вверх по течению реки пока не ослабеют, что при некоторых условиях может случиться довольно скоро. Если для самок длительность процесса размножения 20—25 дней, то у самцов производительная способность продолжается дольше. У самцов молоки созревают раньше, чем икра у самок, например в 1937 г. с 15 мая ловились самцы с текучими молоками, а самки начали попадать с текучей икрой только с 4 июня, в 1936 г. самцы — с 3 июня, а самки — с 16 июня (Саратов — Антиповка).

Труднее установить разницу во времени окончания производительной способности у самцов и самок. Случаи попадания самцов с текучими молоками в верхних участках реки, например Васильсурск, Печерское, после того как самки с текучей икрой перестали ловиться, подтверждают, что у самцов период производительности длительнее, чем у самок.

Черноспинка после нереста. Сельдь сильно изменяется во время нереста, причем изменения эти начинают проявляться еще в самом начале периода икрометания. Но особенно ярко выражены ее наружные и внутренние изменения после того, как черноспинка вымечет часть или всю икру и молоки. Ко внешним изменениям надо отнести: появление пятен желтобронзовой окраски на жаберных крышках, боках и около

спинки. У сельдей, попадающих в начале нереста, пятна небольшие, 2—3 см в диаметре, а в конце нереста до 5—6 см; затем изменение окраски спинки и боков, которая переходит из стально-черного в серый и зеленовато-серый цвет, а также появление ран-язв, о которых было упомянуто выше. У сельдей, отметавших икру и молоки, образуется вокруг глаз зеленовато-желтый ободок, который у черноспинок, пойманных еще позднее, уже после нереста, соединяется с пятнами такого же цвета, расположенными на жаберных крышках и спинке. Кожа таких сельдей слабая, на ней легко образуются ссадины и чешуя держится плохо. Брюшко сжато с боков, заострено к килю, а ребра резко выступают из-под обтягивающей их кожи. Голова кажется непропорционально большой.

Внутренние изменения столь же значительны: мышцы делаются мягкими и количество жира после икрометания резко уменьшается.



Фиг. 4. Место икрометания черноспинки около острова Кольцевого

В 1937 г. на анализ были взяты черноспинки, уловленные 21 августа в Бороздинском затоне, Свияжского района Татарской АССР. Анализ в 1937 г. произведен т. Порфирьевым, доцентом Казанского гос. университета, а в 1936 г.— пищевой лабораторией здравотдела Саратова. «При вскрытии 11 экземпляров, — пишет А. Я. Недошивин,— обнаружено, что половые продукты восстанавливаются, т. е. начинается набор икры к следующему году». Цифры анализов показывают, что после икрометания наступает истощение и количество жира падает до минимума, а до нереста жир составляет от 12,2 до 17,4% в сельдях, пойманных в районе Вольска. Затем мы видим, что некоторая часть икры после нереста остается невыметанной. В 1936 г. эта часть равнялась 2%, а наблюдения 1937 г. показали, что невыметанной икры может оставаться до 11% к весу тела.

Наступающее в период размножения, а главным образом после нереста истощение у производителей черноспинки и непосредственные наблюдения массовой гибели после нереста этой сельди привели некоторых исследователей к убеждению, что все производители черноспинки умирают, совершив акт размножения. Данное мнение подкреплялось тем обстоятельством, что в уловах Каспия и дельты Волги не находили среди черноспинок особей, метавших икру более одного раза.

Однако сейчас имеются факты, которые заставляют вновь пересмотреть этот вопрос. Еще в 1936 г. после весенних работ по биологии сельди-черноспинки, автор докладывал (в декабре) на Каспийской конференции по изучению сельдей (Астрахань) о своем сомнении в ежегодной массовой гибели всех производителей этой сельди после нереста, приводя следующие факты: отсутствие в 1935 и 1936 гг. мертвых самцов среди скатывающихся особей, случаи поимки зимой 1935/36 г. хорошо упитанных самцов в отшнуровавшихся от реки воложках (район Камышина), отсутствие попадания самцов с обратной стороны плавной сети во время плава ею на нерестилищах и крайне незначительное (26) количество зарегистрированных весной 1935 и 1936 гг. мертвых сельдей.

В 1937 г. повторились указанные факты, а кроме того выявились новые: на чешуе черноспинки, сборов с пунктов Тетюши, Печерское, Вольск, Саратов, Антиповка и др., были обнаружены нерестовые знаки, свидетельствующие о повторном и даже троекратном нересте этой сельди.

В 1937 г., при наличии десяти наблюдательных пунктов от Васильсурска до Замьян по Волге и от Сарапула до Камского Устья по Каме двух разъездных групп, 28 рыбаков членов-корреспондентов Саратовской станции ВНИРО зарегистрировано только около ста (98) мертвых особей (самцов и самок).

Наблюдения проводились с 27 июня до 15 октября 1937 г., а благодаря введению запретного времени для лова сельди в 1937 г., ее вошло в Волгу и поднялось до Васильсурска и Сарапула во много раз больше, чем в предыдущие три года.

Кроме того выясняется, что не вся сельдь, сносимая течением, мертвая. Полуживые сельди, которые в дальнейшем, возможно, оправятся, как например, пойманные пять черноспинок у Елабуги, имели развитые половые продукты (отчет А. Я. Недошивина, 1937 г.).

Этот факт указывает, что не только икрометание является причиной крайней слабости сельди, приводящей их к гибели, но, повидимому, существуют и другие причины.

То, что часть сельдей оправляется и выживает, подтверждается, например, находкой в 1937 г. 32 самок черноспинок в Верхнем затоне, у Камского Устья, вполне жизнеспособных, у большинства которых (20) икра была выметана полностью, а у одиннадцати наполовину. Подобные факты наблюдались в районе Чистополя на р. Каме, против с. Вандовка, возле о-ва Голодного и в Бороздинском затоне Свияжского района Татарской АССР, где 15, 21 и 23 августа 1937 г. было поймано одиннадцать черноспинок, полностью отнерестовавших и совершенно бодрых, с туго набитыми пищей желудками, что свидетельствует об их энергичном питании после акта размножения.

Наконец, 27—28 октября 1937 г. в 90 км ниже г. Камышина бригада рыбаков-колхозников с. Луговая — Пролейка поймала 96 кг сельди, из которых черноспинки было 12 экземпляров. Напомним, что и раньше были указания на факты ската живой черноспинки.

После подъема первых стай выше Сталинграда и начала нереста черноспинка единичными экземплярами начинает запутываться в плавные сети и невода, скатываясь по течению. Заметно, что часть из этих рыб отметала икру, а часть еще нет, но как те, так и другие имеют одно общее между собой — это внешний вид: сжатое с боков и острое, с выступающими из-под кожи ребрами. На Волге их называют «покатные», безразлично, выметана ли вся или только часть икры, самцы это или самки.

Скатываются эти сельди, придерживаясь головой против течения и, реже, в первый момент после нереста, по течению. Сказать, как далеко вниз от места нереста сплывает черноспинка, нельзя, так как пока еще нет достаточного числа проверенных фактов. Однако приведенные

соображения и факты дают возможность предполагать, что часть стада этой сельди спускается в Каспийское море.

Общеизвестны факты массовой гибели черноспинки для 1913, 1919, 1920, 1921 и 1923 гг. на Волге, на протяжении от Камского Устья до Замьян и ниже; есть указания на подобное же явление в пределах Татарской АССР в 1928 г. По этому вопросу пока можно высказать следующее предположение: нельзя представить акт икрометания как незначительное действие, которое совсем или мало отражается на рыбе. Мы непосредственно наблюдали, как самка первой стаи, рыба наиболее сильная, после икрометания настолько ослабевает, что обратно сносится течением.

Можно утверждать, что жизненная энергия самок черноспинки после нереста ослаблена. Если к этому прибавить, что в иные годы температура воды во время нереста очень сильно прогревается, увеличивая обеднение ее кислородом, то налицо еще одно неблагоприятное условие для выживания производителей черноспинки в годы с высокими температурами в июне. Если мы обратим внимание на температуру воды в годы, когда наблюдалась на Волге массовая гибель черноспинки, то увидим, что температура воды тогда достигала +27,0; +28°,0 С. Например, в 1919 г. 5 июля +28°,0, в 1920 г. 15 июля +27°,0 С; в 1921 г. 3 июля +28°,5 С.

Остается дать объяснения тому факту, что, кроме одного случая, до сих пор в дельте и море не ловилась отнерестовавшая черноспинка. Скатывающаяся сельдь спускается в море разрозненно, а не стайно, и плотность ее стай ничтожна. Невода, пускаемые по течению реки, не могут ловить сельдь, сплывающую тоже по течению. Передвигаясь поодиночке, окрепшая сельдь может избегать орудий лова. Благодаря большой прозрачности воды в конце лета, сельдь лучше видит орудия лова.

Наконец, производители, хотя и не все, погибают после нереста на местах икрометания.

Заключение

1. Начало хода сельди-черноспинки в Замьянском районе за последние годы падает на вторую половину апреля, первые числа мая. Запаздывание начала хода сельди происходит по мере подъема ее вверх по реке. В Васильсурске начало хода приходится на конец июня, а в Каме, у Сарапула, на первые числа июля.

2. В нижних участках Волги первые стаи черноспинки встречают более холодную воду, чем в верхних. Разница достигает от +3 до +10°,2, между с. Замьяны и Саратовом, в зависимости от гидрометеорологических условий данного года.

3. Средняя продолжительность хода черноспинки в ниже лежащих участках больше, чем в расположенных выше Куйбышева. В зависимости от продолжительности половодья продолжительность хода черноспинки у Саратова от 31 до 70 суток.

4. Пути миграции проходят преимущественно вдоль левого берега Волги, они постоянны и изменяются в зависимости от изменения русла реки. Чередование пойм левого и правого берегов обусловливает зигзагообразный путь черноспинки, до спада воды в годы с уровнем средним и высоким, а в годы с низким горизонтом воды сельдь вынуждена итти по главному руслу.

5. Распространение черноспинки и высота ее подъема по рр. Волге и Каме зависят от степени интенсивности ее вылова ниже Замьян, от гидрометеорологических условий и того количества ее, которое в данный год подошло к дельте Волги. В 1937 г. черноспинка доходила

по Волге до с. Бармино, выше Васильсурска, и по Каме до с. Раскольниково.

6. Черноспинка ежегодно появляется в Саратовском районе в среднем через 50 суток с момента первой весенней прибыли тающей воды из-под снега: «подсвежки».

7. Места нереста: а) в годы с низким паводком нерест происходит по руслу реки, включая водовороты и замедленные течения ниже островов; б) в годы со средним и высоким горизонтом нерест происходит сначала на водоворотах и замедленных течениях, а после спада воды — в русле.

8. Период нереста продолжается от 25 до 50 дней в зависимости от общей продолжительности хода черноспинки в данном году.

9. Часы нереста: утром с 3 до 6 час. и с 16 час. до захода солнца.

10. Ряд фактов, в том числе: обнаружение на чешуе черноспинки «нерестовых знаков», нахождение отнерестившихся производителей в затонах, где черноспинка интенсивно питалась, и т. д. — свидетельствует о повторном и даже троекратном нересте черноспинки.

Рыбохозяйственная станция
г. Саратов

Поступило
20.V.1940.

ЛИТЕРАТУРА

1. Арнольд И. Н., Опыты искусственного оплодотворения сельди-черноспинки, Вест. рыбопром., 1906.
2. Баженов А. И., Рыболовство в VII смотрительском районе, отчет 1909 года.
3. Баженов А. И., Сельдь-черноспинка выше г. Самары в 1905 г., Вестн. рыбопром., 1906.
4. Баженов А. И., Сельдь-черноспинка выше г. Самары в 1903 г., Вестн. рыбопром., 1904.
5. Берг Л. С., Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, Ленинград, 1933.
6. Гримм О. А., Каспийско-Волжское рыболовство, СПб., 1896.
7. Державин А. Н., Материалы по ходу рыб в дельте р. Волги в 1910 г., Труды ихтиол. лаб. упр. Волго-Каспийск. рыбн. и тюл. пром., вып. 3, 1913.
8. Диксон Б. И., К вопросу о питании ходовой сельди на средней Волге, Вестн. рыбопром., 1905.
9. Диксон Б. И., О ходе сельди в VIII уч. бассейна р. Волги в 1904 г., Вестн. рыбопром., 1905.
10. Диксон Б. И., Результаты наблюдений над биологией черноспинки в 1905 г., Вестн. рыбопром., 1905.
11. Диксон Б. И., Рыболовство в VIII смотрит. районе, СПб., 1905.
12. Евтюхин А. М., Искусственное разведение сельди на Дону, Рыб. хоз. СССР, № 5, 1935.
13. Киселевич К. А., К вопросу о плодовитости касп.-волжск. сельдей, Астрахан. рыболов. журн., № 2—3, Астрахань, 1919.
14. Киселевич К. А., Каспийско-волжские сельди, ч. 1, 1924.
15. Киселевич К. А., Материалы по биологии Каспийских сельдей; плодовитость Касп.-волж. сельдей, Труды Астрах. ихт. лаборат., V—1, стр. 15, 1923.
16. Киселевич К. А., Промысловые рыбы Волго-Касп. района, их привычки и особенности, Астрахань, 1926.
17. Киселевич К. А., Сельди Северного Каспия, Главрыба ВНИРО, Научно-пром. разведка С. Касп., Сталинград, 1937.
18. Книпович Н. М., Каспийское море, Госиздат, 1923.
19. Кузнецов И. Д., К биологии Волж. сельди, Вестн. рыбопром., 1904.
20. Кузнецов И. Д., О начале весеннего хода Волж. сельди, Вестн. рыбопром., 1894.
21. Клыков А. А., Материалы по биологии черноспинки, рукопись, Саратовская Рыбохоз. станция, 1936.
22. Левашов М. М., О паразитах ходовой сельди, Вол. Биол. ст., 1921.
23. Митропольский С. И., О ходе и нересте сельди в дельте р. Волги весной 1909 г., Вестн. рыбопром., 1909.
24. Невраев А. Ф., Рыболовство во 2-м смотрительском районе, отчет СПб., 1909 г.
25. Недошивин А. Я., Отчет по оплодотворению Каспийских сельдей, Сборник в честь проф. Н. М. Книповича.
26. Недошивин А. Я., Отчет о работах экспедиции по обследованию дельты р. Волги в 1913 г., СПб., изд. ГУЗ и З., 1914.
27. Пельцам Э. Д., Биологический очерк сельдевых рыб Каспийского бассейна., Труды ов-а естествоисп. при Казанском ун-те, 1886.

28. Покровский А. С., Рыболовство в V смотрительском районе, СПб., изд. ГУЗ и З., 1909.
29. Тихий М. И., Очерк рыбного хозяйства Ср.-Волж. края, Изв. ВНИОРХ, XVII, 1933.
30. Тихий М. И., О влиянии Волгостроя на промысловых рыб в дельте р. Волги, Изв. ВНИОРХ, т. XVII, 1933.

A. A. KLYKOV. SOME DATA CONCERNING THE BIOLOGY OF THE BLACK-BACKED HERRING

SUMMARY

Some fishes, including the herring Caspialosa kessleri, migrate from the Caspian Sea into the Volga river for spawning. Caspialosa kessleri reaches Kuibyshev and partly goes still further up the Volga and the Kama rivers.

In connection with the erection of the Kuibyshev dam, there arises a problem of preserving the natural stores of anadromous Caspialosa kessleri in future. Caspialosa kessleri is the largest (reaching 0,5 m) and the fatest of all caspian herrings. Its meat being tasteful and nourishing, the request on Caspialosa kessleri is always extremely high.

From 10 to 20 millions individuals of Caspialosa kessleri migrate every year from the Caspian Sea into the mouth of the Volga river. The biology of Caspialosa Kessleri particularly its migration up the river, its distribution and the conditions of spawning are not yet sufficiently investigated. This is the reason why we devoted the present work to the study of the conditions of spawning migration and of the processes of natural multiplication of this valuable fish.

Observations, collecting of material, and the experimental fishings were performed at the following spots: Zamiany, Nikolskoye, Rynok, Antipovka, Saratov, Volsk, Pecherskoye, Tetiushi, Svyagsk and Vassilsursk on the Volga river; Elabuga and Sarapul on the Kama river. The material studied by the author comes from three sources: from author's own observations and special fishings performed in 1935 and 1936; from the analyses of herrings taken by fishers in 1935, 1936 and 1937; and from collections gathered in 1937 by the expedition of VNIRO, in which the author participated. A total of 12 400 specimens of Caspialosa kessleri were studied during three years.

The spawning migration of Caspialosa kessleri in the lower part of the Volga river occurs in the second half of April and the first days of May. In the lower parts of Volga river Caspialosa kessleri meets with a colder water than in the upper ones, the difference being 3° at Zamiany and reaching 12° at Saratov. The migration of Caspialosa kessleri up the Volga river lasts from 31 to 70 days. In years with a low water level the herrings migrate along the main bed of the river while in years with a medium or a high water level the way of migration lies mostly along the left bank of the Volga and through the inundated regions along the left and the right banks. In 1937 Caspialosa kessleri went up the Volga till the village Barmino of the Gorky district and up the Kama till the village Raskolnikovo, situated higher than Elabuga. In 1934—1936 this herring went up till Volsk. The average rate of migration of Caspialosa kessleri up the river is 38 km a day. During the night Caspialosa kessleri scarcely goes up the river. In Saratov's section of the Volga river Caspialosa kessleri appears about in 50 days after the first rise of the water level (in this section) caused by the thawing of snow.

The spawning of Caspialosa kessleri takes place after the maximal water level at the spot in question have passed and the temperature of water have raised till 15—18° C. In years with a low inundation Caspialosa kessleri spawns in the bed of the river in whirlpools and in places of a slow stream,

below the islands while in years with medium or high inundation the spawning takes place first in whirlpools and in places of slow stream and in the end of the receding of water in the bed of the river. The length of the spawning period is 25—50 days. The hours of spawning are: from 3 to 6 hours in the morning and from 16 hours till the sunset.

Caspialosa kessleri spawns two or three times in its life. This statement is based on the finding on the scales of some specimens of Caspialosa kessleri of «spawning signs» and on the finding of Caspialosa kessleri progenitores which had already spawned, in bays (back-waters) of the upper sections of the Volga river.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1940
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

И. И. КАЗАНОВА

КОЛИЧЕСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МОЛОДИ ВОБЛЫ (Rutilus rutilus caspicus Jak.) И ЛЕЩА (Abramis brama L.) В ПРЕДУСТЬЕВОМ ПРОСТРАНСТВЕ ВОЛГИ

(Представлено почетным академиком Н. М. Книповичем)

Наблюдения над количественным распределением и экологией молоди рыб имеют большое теоретическое и практическое значение, позволяя проводить количественный учет сеголетков, что является одним из основных показателей продуктивности размножения и позволяет предсказывать численность популяции на ближайшие годы (Майский, 1938; Рэссель, 1934; Hjort, 1934; Jensen, 1927; Iohansen, 1927).

Работы по изучению молоди промысловых рыб на Северном Каспии начаты еще в 1912—1913 гг. Каврайским и Классеном (1913). В основном эти работы сводились к исследованиям в ильменях и в устьях р. Волги и дали предварительные, ориентировочные данные о размерах молоди, ее местонахождении и относительной численности.

Позднее, в период с 1917 по 1925 г., большая работа была проведена Чугуновым (1928), предпринявшим первые попытки учета молоди в море и проследившим влияние весеннего половодья на скат молоди промысловых рыб в предустьевое пространство. К сожалению, Чугунов (1928) строит учет количества молоди в море на предпосылке приблизительно равномерного распределения ее в предустьевом пространстве Волги, что следует из установления им 3 условных зон, построенных независимо от реального распределения молоди. Каждая зона подразделяется на три приблизительно равные части и средний улов на трал в каждой части зоны принимается в качестве показателя численности молоди в этом районе.

Этот метод учета мог бы дать правильные показатели только при условии приблизительно равномерного распределения молоди в исследуемом районе.

Однако мы знаем, что молодь распределяется в предустьевом пространстве крайне неравномерно. Гидрологические условия каждого района также очень различны (что отмечает и сам Чугунов), и это, вероятно, сказывается на пестром распределении молоди. Таким образом учет молоди методом Чугунова не отражает чрезвычайной пестроты распределения, вследствие чего неизбежно дает неточные цифры.

С 1934 г. работы по изучению молоди рыб в Северном Каспии проводятся мальковыми лабораториями Всесоюзного ин-та морского рыбного хоз-ва и океанографии (ВНИРО) [работы Расса (1936, 1938), Танасийчука (1936) и Егоровой (1936)]. В этих работах распределение молоди промысловых рыб изучено более детально и даны месячные карты ее распределения (с 1931 по 1933 г.).

Материал и методика

В настоящей работе использованы материалы Волго-Каспийской рыбохозяйственной станции с 1930 по 1933 г. (представленные в виде журнальных записей уловов мальков). Начиная с 1930 г., всего было проведено 32 мальковых рейса и сделано 614 станций.

Указанные рейсы охватывали преимущественно предустьевое пространство и частично северное побережье Каспия и район Гурьевской бороздины. Сборы молоди производились 5-метровым мальковым оттертралом. Продолжительность лова равнялась 20 мин.

Сборы за указанные годы охватывают летне-осенний период с июля по ноябрь, и только в 1932 г. один рейс был в июне. Все эти данные Волго-Каспийской станции по сборам молоди были перенесены нами на наши «основные» карточки, по которым и велась дальнейшая обработка материала.

Оказалось возможным использовать количественные данные только по молоди двух основных промысловых видов рыб Каспия — воблы Rutilus rutilus caspicus (Jak.) и леща Abramis brama (L.) Для исследования их экологии нами использованы все имеющиеся в нашем распоряжении материалы по глубине, температуре и солености.

Количественное распределение сеголетков (молоди в возрасте до года)

Сеголетки проходных и полупроходных рыб появляются в сравнительно небольшом количестве в предустьевом пространстве Волги с наступлением периода вымывания их с полоев. В период массового ската молоди, во время спада воды, количество их значительно увеличивается (Чугунов). Скатившаяся из дельты молодь проходных и большинства полупроходных рыб, в частности рассматриваемых нами воблы и леща, как видно из наших материалов, распределяется в предустьевом пространстве крайне неравномерно.

Распределение сеголетков воблы

1931 год. В июле 1931 г. было обследовано все предустьевое пространство Волги и открытая часть Северного Каспия. Фиг. 1 (карта *I*) показывает существование двух основных скоплений сеголетков воблы в открытой части Северного Каспия. Одно из них, дававшее уловы сеголетков воблы до 4720 и 5664 экземпляров, располагается между 45—46° северной широты и 48°50′ — 49°50′ восточной долготы; второе, меньшее — на юго-запад от первого, под 45° с. ш. и 48° — 48°30′ в. д. Места меньших концентраций располагаются преимущественно вблизи мест основных скоплений сеголетков воблы. По всему предустьевому пространству, от Лагани на западе до Забурунья на севере, молодь воблы встречается в очень небольших количествах.

В августе 1931 г. (фиг. 1, карта *II*) места основных скоплений сеголетков воблы отмечены в открытой части Северного Каспия между 45°30′ и 46°30′ сев. шир. и 50—52° вост. долг. (т. е. значительно далее на северо-восток, чем в июле); в юго-западной части Северного Каспия против Чапурьей Косы и Бирюзяка и в районе Гурьева (Баксай).

Концентрации сеголетков воблы в августе в количественном отношении менее значительны, чем в июле. Уловы мальков в это время не превышают 1200 экз. Второстепенные группировки сеголетков воблы, так же, как в июле, находятся вблизи мест основных скоплений, но занимают в открытой части моря довольно обширное пространство — до полуострова Бузачи на юго-восток и до Джамбая на северо-запад. Районом самой низкой концентрации и в августе является все предустьевое пространство Волги, за исключением одного участка в его юго-западной части.

В сентябре (фиг. 1, карта *III*) концентрации сеголетков воблы наблюдаются одновременно как в отдаленных от дельты районах, так и недалеко от предустьевого пространства под 45°40′ с. ш. и 49°20′ в. д. (место основных скоплений молоди в июле). По количеству сеголетков сентябрьские группировки значительно уступают таковым в летние ме-



Фиг. 1. Карты распределения сеголетков воблы в 1931 г.: *I* — в июле, *II* — в августе, *III* — в сентябре, *IV* — в ноябре. Сплошной заливкой показаны районы, дающие свыше 1000 сеголетков в улове; штриховкой на-крест — дающие от 500 до 1000 сеголетков; штриховкой горизонтально — от 250 до 500 сеголетков; штриховкой прерывистой — вертикальной — от 100 до 250 сеголетков; штриховкой прерывистой с пунктуацией — от 50 до 100 сеголетков и пунктуацией — меньше 50 сеголетков

сяцы. Наибольшие уловы мальков воблы в сентябре не превышают 600—650 экз. Места более низких концентраций располагаются вблизи основных скоплений и кроме того в районе Гурьевской бороздины, в юго-западной части Северного Каспия, против Бирюзяка, и в северо-восточной части предустьевого пространства.

В ноябре станции были только в предустьевом пространстве (фиг. 1, карта *IV*). Отмечено значительное скопление сеголетков воблы в восточной части предустьевого пространства на том участке, где в сентябре наблюдались во много раз меньшие количества. В центральной части предустьевого пространства концентрации значительно ниже, а в западной его части молодь воблы почти отсутствует.

1932 год. Станции за июнь и июль 1932 г. охватывают предустьевое пространство, а в июле частично и районы открытого моря. За это время не было встречено ни одного скопления сеголетков воблы. Мальки держались рассеянно, небольшими количествами, местами вовсе отсутствовали в уловах.

В августе 1932 г. наблюдается небольшое скопление в центральной части предустьевого пространства и несколько меньшее в районе Гурьевской бороздины. Очень разреженная концентрация сеголетков воблы наблюдается в западной части предустьевого пространства.

В сентябре несколько отдельных небольших скоплений сеголетков воблы обнаружено в районе Гурьева и далее на восток. Вся прибрежная часть этого района отличается незначительной концентрацией и местами отсутствием молоди. Такая же разреженная концентрация сеголетков воблы характерна и для восточной и западной частей предустьевого пространства, в центральной его части молодь воблы отсутствует вовсе. Открытая часть моря в сентябре 1932 г. не обследована.

1933 год. В июле 1933 г. отмечен очень небольшой участок низкой концентрации сеголетков воблы в центральной части предустьевого пространства и еще более разреженная концентрация их в его остальных районах, а также вдоль западного и северного побережий. В районе Гурьева молодь воблы почти отсутствует. Районы открытой части моря не обследованы.

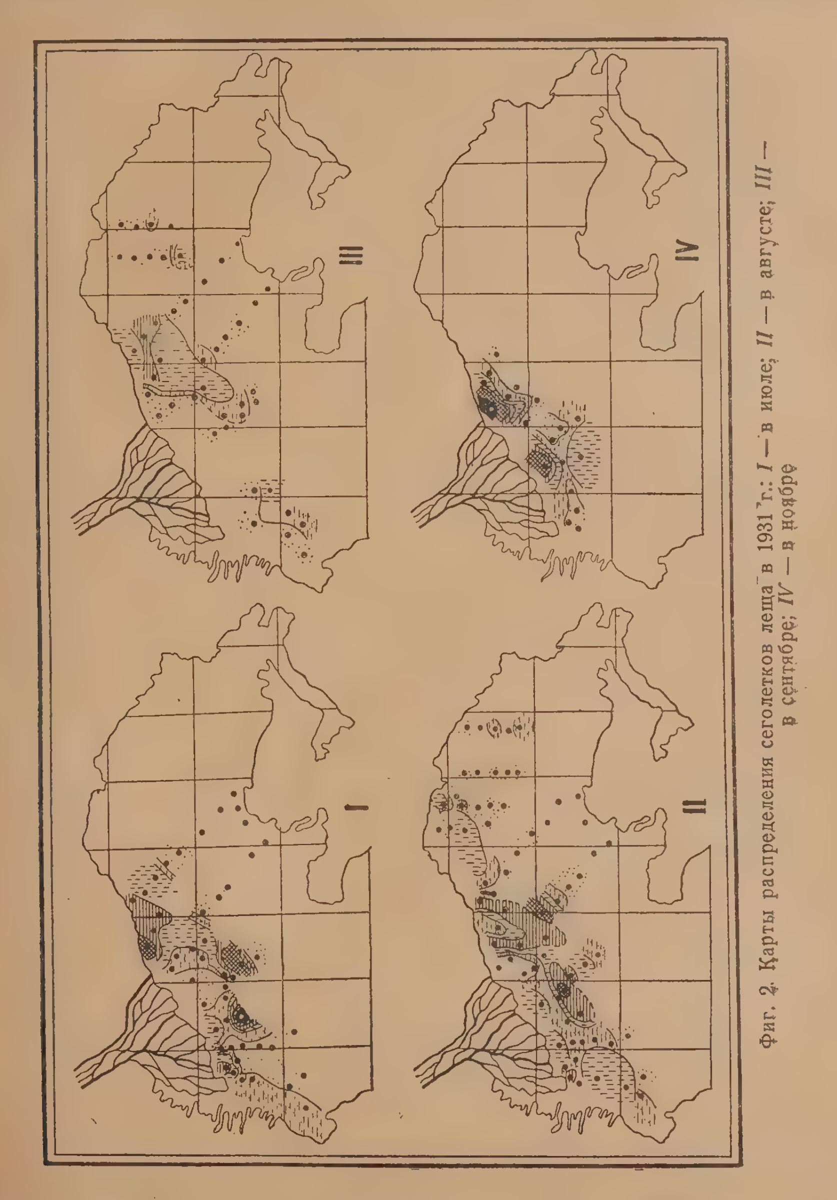
В августе число станций было невелико. Обследование центральной и западной частей предустьевого пространства показало весьма разреженные концентрации молоди воблы и местами полное ее отсутствие. Так же мало молоди было в открытой части Северного Каспия (по данным единичных станций). В сентябре выявлено два места основных скоплений сеголетков воблы. Первое, давшее 976 экз. за 20-минутный лов тралом, расположено в открытой части моря, несколько севернее о-ва Кулалы, и окружено районом значительно меньшей концентрации. Второе, давшее 532 экз. в трале, обнаружено у северного побережья, в районе Джамбая; в восточной и в центральной частях предустьевого пространства встречены сильно разреженные концентрации сеголетков воблы. Наблюдения за октябрь 1933 г. охватывают северное побережье в районе Забурунья и Джамбая, где отмечена группировка сеголетков воблы, а также восточную часть предустьевого пространства, очень бедную молодью воблы в этот момент.

Сравнивая местонахождения основных скоплений сеголетков воблы в Северном Каспии в 1931—1934 гг., можно констатировать повторяемость их в соответственные периоды «урожайных лет». Имеющиеся данные показывают, что сеголетки воблы в основной массе концентрируются для откорма в районах, удаленных от берега, придерживаясь в июле-августе глубин от 5 до 9 м. Осенью молодь воблы частично снова подваливает на мелководье.

Распределение сеголетков леща

1931 год. В июле 1931 г. было обследовано все предустьевое пространство от Бирюзяка на западе до Забурунья на севере (фиг. 2, карта *I*). Большая концентрация сеголетков леща (1365 экз. в трале) обнаружена на свале под 45°30′ с. ш. и 48—49° в. д. Несколько меньшие скопления сеголетков леща находятся: одно на восток от основного и

другое у северного побережья, в районе Джамбая. К последнему примыкает район несколько меньшей концентрации, постепенно снижающейся по мере удаления от центра скопления молоди. Следует также отметить места скопления в предустьевом пространстве, вблизи дельты, более



Фиг. 2. Карты распределения сеголетков леща в 1931 г.: *I* — в июле; *II* — в августе; *III* — в сентябре; *IV* — в ноябре

значительные в его западной части и слабые в центральной и восточной. Большинство станций в открытой части моря показали отсутствие молоди леща.

В августе (фиг. 2, карта *II*) одно из мест основных концентраций сеголетков леща располагается у Белинского банка, второе на северо-восток от первого. По сравнению с июльским распределением оба эти

участка основных концентраций смещены на северо-восток. Участки несколько меньшей концентрации отмечены в 3 районах: очень небольшой в западной части предустьевого пространства (район Вышки); значительно больший, окружающий место основного скопления в районе Белинского банка и, наконец, на юг от Джамбая и Б. Забурунья.

Места второстепенных концентраций расположены вдоль западного побережья в западной и центральной частях предустьевого пространства и в районе Гурьева. Сильно разреженные концентрации наблюдаются в восточной части предустьевого пространства.

В сентябре 1931 г. (фиг. 2, карта *III*) участок скопления молоди леща расположен в районе Джамбая и Б. Забурунья. На юго-запад и на север от этого участка наблюдается более слабая концентрация. Участки сильно разреженной концентрации находятся в районе Пешных о-вов в северо-восточной части предустьевого пространства и у западного побережья от Лагани до Бирюзяка.

Карта *IV* (фиг. 2) за ноябрь 1931 г. дает интересную картину расположения молоди леща перед ледоставом. Основные группировки молоди леща в это время обнаружены в самых мелководных районах предустьевого пространства. Первая из них очень значительная (1056 экз. в трале) в северо-восточной его части на глубине 1,75 м и вторая, несколько меньшая (616 экз.) — в центральной части на глубине 1 м. Интересно отметить, что по мере удаления от дельты и увеличения глубины концентрации молоди леща снижаются.

1932 год. В июне два района сильно разреженной концентрации сеголетков леща расположены в северо-восточной и юго-западной частях предустьевого пространства. В центральной его части молодь почти отсутствует.

В июле отмечен один участок средней концентрации, расположенный в районе банков Жесткого и Новинского. К нему примыкает район очень слабой концентрации. Второй район такой разреженной концентрации расположен в центральной части предустьевого пространства и по свалу.

Отсутствие молоди леща отмечено в юго-западной части предустьевого пространства. Сходная картина распределения сеголетков леща наблюдается в августе и в сентябре 1932 г. Участки средней концентрации в это время расположены также у северного побережья — в августе в районе Б. Забурунья, в сентябре несколько юго-западнее. Сильно разреженная концентрация сеголетков леща наблюдается в предустьевом пространстве. В ноябре между Лаганью и Чапурьей Косой отмечена чрезвычайно слабая концентрация молоди леща.

1933 год. В июле и августе 1933 г. не отмечено ни одного сколько-нибудь значительного скопления молоди леща. Участки сильно разреженной концентрации в июле находятся в центральной части предустьевого пространства и у северного побережья в районе Забурунья. Полное отсутствие молоди леща отмечено в районе Гурьева и в юго-западной части предустьевого пространства. В августе очень низкая концентрация наблюдается в юго-западной и центральной частях предустьевого пространства. В сентябре 1933 г. небольшие группировки сеголетков леща находятся, как и в предыдущие годы, в районе Джамбая и Б. Забурунья. Южнее расположен участок сильно сниженной концентрации. В открытой части моря молодь леща почти отсутствует.

Сравнение местонахождений концентраций молоди леща в Северном Каспии за ряд лет показывает, что сеголетки леща не отходят вглубь моря, а в основном придерживаются района «свала», редко заходя на глубину более 5—6 м.

Наблюдения последних лет (Танасийчук, 1939; Зотеева, 1939) показывают, что распределение молоди воблы и леща в различные годы остается сходным с описанным нами по материалам 1931—1933 гг. и

Т. С. Рассом (1938) по материалам 1934 г. Повидимому, сохранение единообразного характера распределения молоди обязано влиянию сравнительно постоянных факторов: характеру распределения волжских вод в Северном Каспии и т. п.

Миграции молоди

Сопоставление карт распределения молоди за ряд лет позволяет проследить миграционные пути сеголетков воблы и леща на основании перемещений мест их основных скоплений. 1931 год как самый богатый по количеству молоди этих рыб является наиболее удобным для этой цели. К сожалению, о передвижении сеголетков в 1931 г. из-за отсутствия данных за более ранний период мы можем судить только начиная с июля.

На фиг. 3, *а* дана карта миграционных путей сеголетков воблы в 1931 г., построенная методом наложения друг на друга месячных карт распределения. Из фиг. 3, *а* совершенно отчетливо видно, что в июле сеголетки воблы расходятся в двух направлениях. Часть их спускается вдоль западного побережья в юго-западном направлении и в августе достигает района Бирюзяка. Другая часть молоди направляется на восток, отходя в течение июля из мелководной части предустьевого пространства вглубь моря и достигая в августе глубины 7—9 м.

С наступлением осени не наблюдается дальнейшего продвижения сеголетков воблы вглубь моря. Напротив, в сентябре скопления сеголетков воблы отмечаются снова в тех же районах, где концентрировались в июле, а в ноябре уже вблизи дельты. Это явление демонстрирует обратный осенний путь сеголетков воблы с востока на запад, который, повидимому, для какой-то одной части сеголетков воблы лежит через районы их летних миграций, а для другой — отклоняется на северо-северо-восток.

Сравнение миграционных путей сеголетков воблы 1931 г. с 1934 г. (Расс, 1938) дает интересную картину сходства их за эти два года. Подвигаясь в течение лета вдоль западного побережья, часть мальков воблы в августе 1934 г. зашла значительно дальше на юг (до 44° с. ш.), чем в 1931 г. Молодь воблы, продвигающаяся вглубь моря в восточном направлении, в августе 1934 г. также зашла далее, чем в 1931 г., дойдя до Колпинных о-вов. В 1934 г. был вполне отчетливо прослежен обратный осенний ход молоди воблы. Данные за 1931 г. показывают, что при почти полном совпадении основного направления перемещений сеголетков воблы осенний ход их в 1931 г. наблюдался несколько юго-западнее, чем в 1934 г.

В основном для обоих сравниваемых лет (1931 и 1934 гг.) сохраняются два главных пути продвижения молоди воблы из дельты: с севера на юг и юго-запад и с запада на восток.

Повидимому, эти два направления тесно связаны с наблюдаемыми гидрологами (по материалам В.-К. станции ВНИРО, 1936) двумя основными струями воды, идущими из дельты на юго-запад и на восток. Начало этим течениям дают два основных современных направления стока воды в дельте: на запад через Бахтемир и на восток через Бузан-Белинский банк.

Между этими основными стоками, а также за пределами Белинского банка (на восток и северо-восток) замечается тенденция ухудшения естественных условий водостоков.

Это явление обусловливает направление течений на юго-запад и на восток, между этими течениями наблюдается разрыв, в районе которого не отмечается также и скоплений сеголетков воблы.

Более ранняя схема течений в Северном Каспии, составленная в 1930 г. Михалевским (1931), также дает представление о движении основных масс волжской воды из дельты вдоль западного побережья на юг и юго-

запад и в восточном направлении частично на юго-восток к полуострову Бузачи. К югу от банка Жесткого до банка Чистого, т. е. в районе между этими основными струями, влияние волжской воды заметно ослаблено.

Миграции сеголетков леща в 1931 г. даны на фиг. 3, *c*. В июле, к моменту начала наблюдений, сеголетки леща в основной массе находились уже в море на линии свала. В течение лета молодь леща передвигается далее на северо-северо-восток, придерживаясь свала и не заходя вглубь моря. К сентябрю сеголетки достигают района Б. Забурунья. Одновременно (в июле и августе 1931 г.) наблюдается продвижение очень незначительной части молоди леща из дельты на юго-запад. Эта молодь спускается до Лагани. Кроме того, в течение июля и августа 1931 г. происходит передвижение сеголетков леща от северного берега (район Джамбая) к югу (до 46° с. ш.). Осенью 1931 г. в сентябре—ноябре наблюдается движение сеголетков леща вдоль северного побережья (Забурунье—Джамбай) к дельте.

Сравнивая миграции сеголетков леща в 1931 г. (фиг. 3, *c*) и в 1934 г. (фиг. 3, *d*), получаем очень сходную картину. Основной путь сеголетков леща из дельты на северо-северо-восток вдоль линии свала наблюдается как в 1931, так и в 1934 гг. и, очевидно, характерен для молоди леща. То же самое можно сказать и о движении незначительной части сеголетков вдоль западного побережья в эти два года.

Основной путь миграции сеголетков леща с юго-запада на северо-восток, очевидно, не связан с основными направлениями течений, влияющих на миграции сеголетков воблы, но, повидимому, обусловливается воздействием других факторов. Возможно, что одним из таких факторов является соленость. Сеголетки леща, скатываясь из дельты, проходят опресненную зону, достигая зоны повышенной солености. Повидимому, они стараются избежать повышенных соленостей, вследствие чего и устремляются на северо-восток, вдоль стыка пресной воды с соленой.

На фиг. 4, *a* дано сравнение миграции молоди леща и воблы в 1931 г., места основных скоплений молоди нанесены на карты, составленные для каждого месяца за 1931 и 1934 гг.

Затем эти карты наложены одна на другую и, таким образом, получено схематическое изображение перемещения основных скоплений молоди по месяцам за каждый год.

На схеме миграций сеголетков леща (фиг. 4, *a*) хорошо видно постепенное перемещение отдельных группировок сеголетков леща с юго-запада на северо-восток вдоль свала в течение июля, августа и сентября в 1931 и 1934 гг. Фигура показывает, что в 1931 и в 1934 гг. основные скопления продвигаются в одном и том же направлении. Однако сеголетки леща в 1934 г. по времени прохождения отстают от таковых в 1931 г. Скорость же передвижения основных концентраций в 1931 и 1934 гг. сходна: измерив на нашей схеме расстояние между центрами концентраций сеголетков леща, идущих в одном направлении, в июле и августе 1931 и 1934 гг., мы находим его приблизительно одинаковым. Пересчитав это расстояние по соответствующему масштабу, получаем, что в продолжение одного месяца (с июля по август или с августа по сентябрь) сеголетки леща прошли около 20 миль. Если же пересчитать расстояние, пройденное сеголетками леща, идущими по тому же направлению, но несколько далее в открытом море, находим, что по этому пути сеголетки леща проходили ежемесячно (июль-август-сентябрь) приблизительно по 45 миль.

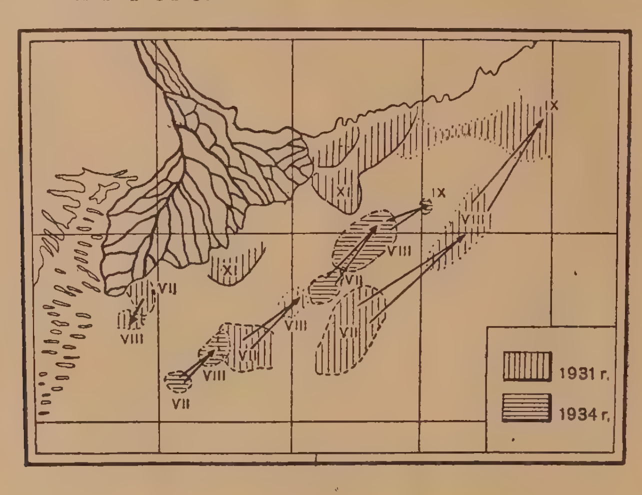
По тому же принципу построена схема миграций и для сеголетков воблы (фиг. 4, *b*). На этой схеме интересны перемещения группировок в южном и юго-западном направлении. В течение июля и августа 1934 г. сеголетки воблы шли от дельты (района Бирючей косы) сначала на юго-восток, а затем направлялись на юго-запад и юг.



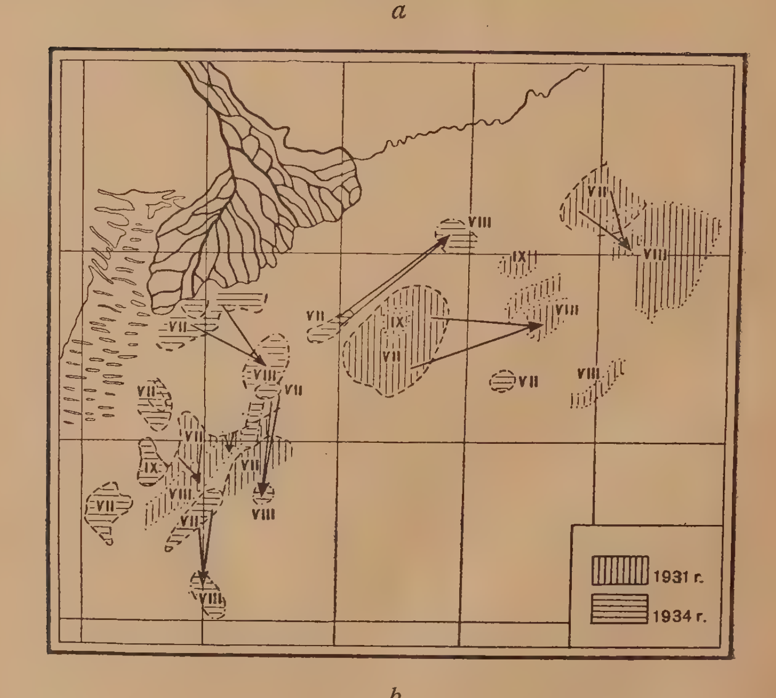
Фиг. 3. Основные направления миграций сеголетков воблы: *a* — в 1931 г.; *b* — в 1934 г. (по Рассу); *c* — основные направления миграции сеголетков леща в 1931 г.; *d* — в 1934 г. (по Рассу)

По этому пути в течение июля и августа проходят одна за другой несколько отдельных концентраций сеголетков воблы, причем все они передвигаются приблизительно с одинаковой скоростью — около 35 миль в месяц. Вдоль западного побережья на юго-запад от Лагани сеголетки

воблы держатся на протяжении июля. В 1931 г. путь сеголетков воблы, идущих в этом направлении (на SSW) несколько короче пути 1934 г.— к августу 1931 г. они спускаются к югу лишь до 44° 40′ с. ш. и путь их занимает как бы промежуточное положение относительно местнахождения стаек в 1934 г.



a



b

Фиг. 4. Схема миграций: *a* — сеголетков леща; *b* — сеголетков воблы

В движении сеголетков воблы на восток и северо-восток заметно несколько более раннее прохождение их в 1931 г. по сравнению с 1934 г. Скорость хода сеголетков воблы в этом направлении для обоих лет также приблизительно одинакова.

Сопоставляя миграции молоди в 1931—1939 гг., находим, что в основном молодь леща, а также и воблы в 1934 г. прошла позднее, чем в 1931 г. Отмеченная разница, по всей вероятности, может быть объяснена воздействием на сеголетков гидрологического режима, главным образом характером половодья, так как по Чугунову (1928) в годы более высокого и раннего половодья мальки скатываются из дельты в предустьевое пространство ранее, чем в годы позднего половодья.

По данным В.-К. станции ВНИРО (Соколов, 1936) (табл. 1) начало и конец весеннего паводка в 1934 г. зарегистрированы позже, чем в 1931 г. (при поднятии воды — на 5 дней и при спаде — на 7 дней). Максимальный уровень воды в 1934 г. был ниже уровня 1931 г. по Астраханскому горизонту. По продолжительности же весеннего паводка оба эти года очень близки.

Таблица 1

Данные о весеннем паводке у Астрахани

Годы	Начало паводка	Конец паводка	Максимум
	дата	дата	дата
1931	16.IV	11.VIII	16.VI
1932	12.IV	1.VIII	6.VI
1933	17.IV	5.VIII	1.VI
1934	21.IV	21.VIII	10.VI

Уровень воды взят по Астрахани в виду того, что астраханский горизонт является наиболее устойчивой единицей измерения, не так сильно подверженной влиянию сгонных и нагонных ветров, как это имеет место в дельте.

Валединский и Апполов (1930), по многолетним данным, отмечают (1881—1925), что максимум весенней волны у Астрахани падает на середину июня. По Брегману (1936), максимальное поднятие уровня за последнее тридцатилетие падает на июнь.

Таким образом различия во времени прохождения молоди рыб в 1931 и 1934 гг. хорошо отвечают различиям в характере половодья в эти годы.

Распределение молоди и внешние факторы

Анализ температурных данных показывает, что наибольшие скопления молоди леща наблюдались в местах с более низкой температурой, чем в соседних районах. Таким образом, здесь проявляется как бы стремление сеголетков леща к районам с пониженной температурой. Так, например, в юго-западной части предустьевого пространства в июле 1931 г. наибольшее количество мальков леща поймано на той станции, где отмечена самая низкая температура (28,9°), и наименьшее количество при самой высокой температуре (29,8°); в северо-восточной части предустьевого пространства в июле 1931 г. также наблюдалось стремление сеголетков леща концентрироваться при более низкой температуре (27°), чем в прилегающих районах (27,8°, 28° и 28,5°).

В августе 1931 г. в северо-восточной части предустьевого пространства молодь леща концентрировалась на участке с более низкой температурой (23,8°), чем в соседних районах (25,8° и 24,2°), однако вблизи берега при той же температуре (23,8°) молодь леща не группировалась; в августе 1934 г. наблюдалось усиление концентрации сего-

летков леща с понижением температуры: при температуре 24,6° пойман 1 сеголеток, при 23,2° — 10 и при 22°,4 — 552 сеголетка. Для сеголетков воблы подобной зависимости не выявлено.

Для сравнения полученных за разные месяцы данных и для установления хода изменений условий концентрации высчитаны индексы плотности распространения молоди в связи с различными факторами внешней среды. С этой целью все количество мальков, выловленное за каждый месяц, отдельно для воблы и для леща было разбито на классы, в зависимости от условий внешней среды, при каких они были встречены. В каждом отдельном классе, по температуре, глубине или солености, учитывался процент положительных ловов от их общего количества, приходящегося на данный класс; затем процент этот умножался на средний улов для соответствующего класса. Полученные произведения и являются индексами для каждого класса. Для удобства графического изображения индексы были переведены в процентные соотношения. В целях получения более ясной картины данные по глубине и температуре объединены за три года (1931—1933) и взяты как суммарные средние для этих лет. С данными по солености поступить подобным образом было невозможно в виду неравноценности материала за эти три года.

График *a* на фиг. 5 дает следующую картину количественного распределения сеголетков воблы по глубинам: в июне основная масса сеголетков воблы (82% общего количества) придерживалась глубины 5—6 м, в июле значительная часть их (62% всего количества) концентрировалась уже на глубине 6—7 м; в августе 34% сеголетков воблы достигли глубин в 7—9 м, а несколько меньшее количество группировалось на глубине 5—7 м.

Начиная уже с сентября, более значительные количества молоди воблы начинают скопляться на меньших глубинах — так, на глубине 4—5 м в сентябре концентрировалось 44% сеголетков воблы. Осенью в октябре и ноябре основные количества сеголетков воблы скоплялись на очень мелких местах, в 1—2 м глубиной; в октябре на этой глубине отмечено 84% и в ноябре 59% общего количества сеголетков воблы.

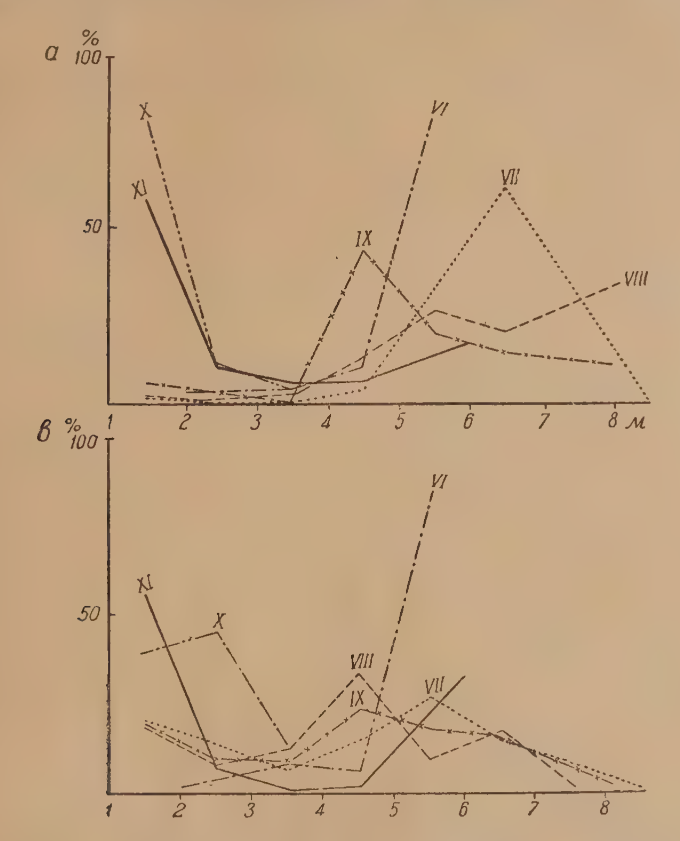
Распределение по глубинам сеголетков леща дано на графике *b* (фиг. 5). Основная масса сеголетков леща, 85% общего количества, в июне концентрировалась на глубине 5—6 м. В течение июля, августа и сентября молодь леща довольно равномерно распределялась на глубинах от 4 до 6 м, причем в июле больший процент сеголетков леща придерживался 5—6-метровой глубины, а в августе и сентябре 4—5-метровой. В октябре почти вся молодь леща группировалась на малых глубинах от 1 до 3 м. В ноябре около 60% молоди леща сконцентрировалось на глубине от 1 до 2 м, одновременно около 35% ее отмечено на глубине 5—6 м, так как, хотя в это время молодь леща держалась в прибрежной зоне (фиг. 2, карта *IV*), в некоторых районах, сравнительно близких к берегу (Гандурино, Михайловская яма), глубины все же достигают 6 м.

Приведенные графики распределения по глубинам сеголетков леща и воблы подтверждают наличие миграций воблы и леща, переходящих летом из прибрежных мелководных районов на большие глубины и возвращающихся осенью к берегам.

Построенные по тому же принципу температурные графики не дают отчетливой картины распределения и хода молоди в зависимости от температуры, а только лишь показывают температурные условия в местах основных концентраций молоди на каждый месяц.

На картах изотерм Северного Каспия, составленных по многолетним данным Пришлецовым и Самойленко (1937), наблюдается постепенное повышение температуры воды в течение лета. К августу температуры почти по всему Северному Каспию уравниваются, достигая 25°. С на-

ступлением выравнивания температуры по времени совпадает момент продвижения сеголетков воблы вглубь моря, и возможно, что захождение молоди воблы в августе в отдаленные районы объясняется благоприятными и ровными температурными условиями.



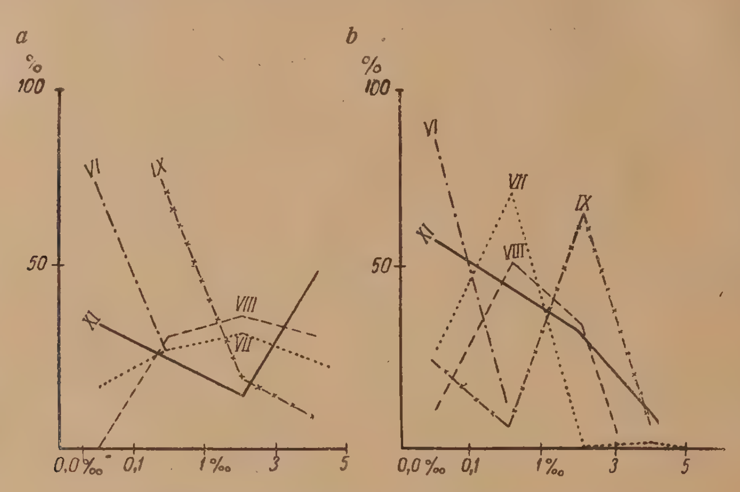
Фиг. 5. Распределение сеголетков по глубинам: *а* — сеголетки воблы, *в* — сеголетки леща

Начиная с сентября наблюдается постепенное охлаждение воды, причем температура быстрее падает на северо-востоке и медленнее на юго-западе. В сентябре же отмечается начало обратного хода сеголетков воблы из районов открытого моря к дельте.

Графики распределения молоди по месяцам при различных соленостях за 1932 г., наиболее богатый данными, дают следующую картину (фиг. 6). Сеголетки воблы (фиг. 6, *а*) в июне концентрировались в очень опресненной воде, с соленостью ниже 0,1⁰/₀; в июле и августе молодь воблы держалась довольно равномерно при различных соленостях от 0,1 до 5⁰/₀, с незначительным преобладанием ее в количестве на тех местах, где соленость была равна от 1 до 3%; в сентябре большая часть сеголетков воблы, 70% общего количества, сгруппировалась в местах с низкой соленостью от 0,1 до 1⁰/₀; в ноябре 50⁰/₀ из числа пойманных сеголетков держались при солености от 3 до 5⁰/₀ и одновременно около 35⁰/₀ их при очень низкой солености — до 0,1%.

Сеголетки леща (фиг. 6, *b*) в июне концентрировались при минимальной солености до 0,1⁰/₀; большая часть сеголетков леща — 71%

в июле и 52% их в августе — держалась в местах с соленостью от 0,1 до 1%, остальная часть сеголетков в августе уже переместилась в районы с соленостью от 1 до 3%; в сентябре при этой солености наблюдалось уже 65% сеголетков леща. Октябрь выпал из наших наблюдений, а в ноябре около 60% молоди леща вновь переместилось в сильно опресненные районы, с соленостью ниже 0,1%.



Фиг. 6. Распределение сеголетков в связи с соленостью: *a* — сеголетки воблы; *b* — сеголетки леща

В районах с более высокой соленостью (сверх 3%) в 1932 г. встречались только единичные экземпляры сеголетков леща. То же явление наблюдалось и в 1933 г., тогда как в 1931 г. (август) при значительной солености (7,9%) было отмечено скопление сеголетков леща (случай нахождения сеголетков леща при столь значительной солености был единичным в наших данных).

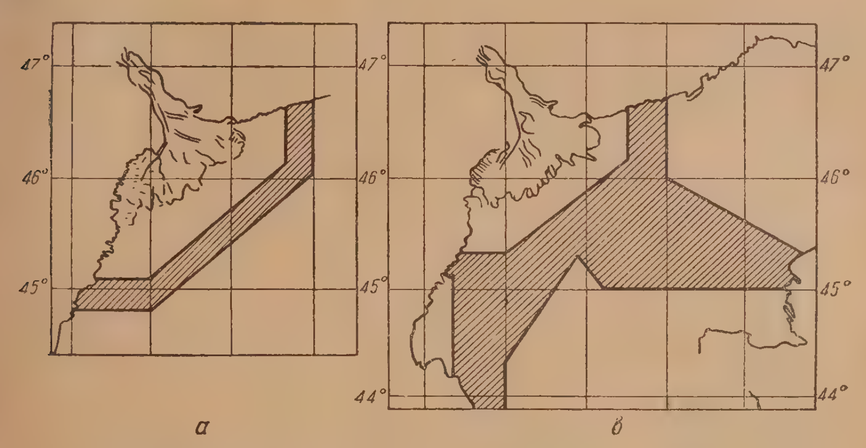
Как показано выше, миграционные пути сеголетков воблы и леща различны: сеголетки воблы, стремясь вглубь моря, проходят в слои сравнительно большей солености, тогда как сеголетки леща перемещаются в пределах предустьевого пространства в районах низкой солености. Повидимому, сеголетки воблы более эвригалинны, чем сеголетки леща.

Численность молоди в различные годы

Совершенно очевидно, что для количественного учета молоди рыб нужно было бы покрыть сетью станций весь район распределения молоди и дифференцированно учитывать молодь на различных участках ее распределения. Однако подобные экстенсивные исследования дороги, вследствие чего их трудно проводить регулярно каждый год. Целесообразно установить участки и сроки основных скоплений молоди, разрезы которых могут являться показателями относительного урожая молоди. С этой целью мы выделяем участки моря, отличающиеся наиболее постоянным присутствием и максимальной концентрацией в них молоди, и принимаем их в качестве основных зон учета урожая сеголетков по годам.

Границы этих зон являются более или менее естественными, поскольку определены нами, исходя из мест наибольших скоплений сеголетков в летний период (июль-август). Для сеголетков леща и воблы «зоны учета» различны. Зона учета сеголетков леща (фиг. 7, *a*) в центральной части предустьевого пространства совпадает с линией свала,

у юго-западного побережья достигает Чапурьей Косы, а у северного побережья — района Джамбая. Зона учета сеголетков воблы (фиг. 7, *в*) охватывает более обширный участок, на юге доходя до 44-й параллели, на юго-востоке до полуострова Бузачи и у северного побережья до Джамбая. Предлагаемая зона предусматривает учет молоди воблы только Волжского района, не принимая во внимание район Урала (вследствие недостаточности материала). По мнению Монастырского (1938), для определения величины поколения воблы можно пользоваться лишь данными по Волжскому району, дающему основную массу северокаспийской воблы.



Фиг. 7. Границы зон учета: *а* — для сеголетков леща, *в* — для сеголетков воблы

На материале, собранном в пределах этих зон, вычислены средние уловы (на 1 трал за 20 минут траления) сеголетков воблы и леща по месяцам за 1931—1934 гг. (табл. 2 и 3).

Таблица 2

Средние уловы сеголетков воблы на 1 трал (в штуках)

Месяцы	1931 г.		1932 г.		1933 г.		1934 г.	
	число трал.	средн. на. один трал	число трал.	средн. на один трал	число трал.	средн. на один трал	число трал.	средн. на один трал
Июнь	—	—	16	8,2	—	—	21	13,8
Июль	26	549,0	25	7,0	26	9,0	76	36,0
Август	39	234,0	19	6,0	14	7,0	21	44,0
Сентябрь	24.	113,0	15	2,5	28	71,0	45	18,5
Октябрь	—	—	—	—	9	4,6	—	—
Ноябрь	11	52,8	3	3,0	—	—	—	—

На фиг. 8, *а* и *b* даны диаграммы, иллюстрирующие эти данные.

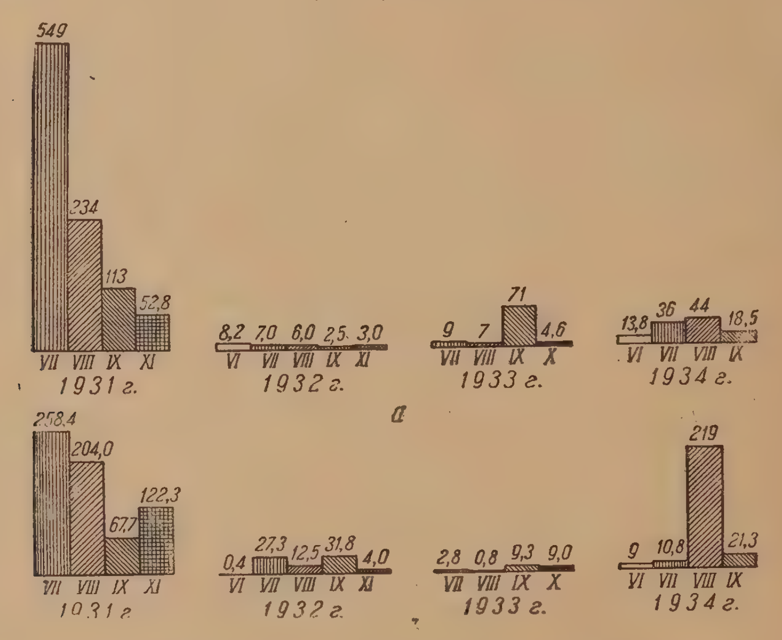
Для количественного учета молоди в пределах «зон» мы использовали данные за летний период (июль-август) ряда лет (1931—1934). На основании этих данных выведено процентное соотношение средних уловов (на 1 трал) сеголетков леща и воблы за июль-август по годам.

Это соотношение вычислено следующим путем: во-первых, было учтено число тралений в «зоне», причем принимался во внимание процент положительных и отрицательных ловов и, во-вторых, учитывалось

Таблица 3

Средние уловы сеголетков леща на 1 трал (в штуках)

Месяцы	1931 г.		1932 г.		1933 г.		1934 г.	
	число тралений	среднее на один трал	число тралений	среднее на один трал	число тралений	среднее на один трал	число тралений	среднее на один трал
Июнь	—	—	10	0,4	—	—	15	9,0
Июль	11	258,4	15	27,3	17	2,8	23	10,8
Август	11	204,0	11	12,5	5	0,8	7	219,0
Сентябрь	8	67,7	10	31,8	11	9,8	29	21,3
Октябрь	—	—	—	—	7	9,0	—	—
Ноябрь	7	122,3	1	4,0	—	—	—	—



Фиг. 8. Средние уловы на 1 трал по зоне учета (в штуках): *а* — сеголетков воблы, *b* — сеголетков леща

общее количество сеголетков по зоне учета за июль и август каждого года. По этим данным вычислено среднее на 1 трал за июль и за август по годам. В дальнейшем средние для двух этих месяцев были объединены. Объединенное среднее (за два месяца) для каждого года умножалось на процент положительных ловов в данном году.

Воспользовавшись методом Зунда (1930—1936), мы вычислили также и отношение среднего улова сеголетков леща и воблы за июль-август каждого года к многолетнему среднему, выведенному за период 1931—1934 гг. Это соотношение выразилось в следующих цифрах (табл. 4).

Эти соотношения даны в виде графиков на фиг. 9, *а* и *в*.

Колебания «урожайности» молоди безусловно должны отражаться на размерах промысла спустя 3—4 года, когда сеголетки достигнут промысловых размеров.

По данным Волго-Каспийской станции цифры годовых промысловых уловов леща следующие: для 1932 и 1933 гг. 172—170 тыс. ц в год, для

Таблица 4

Отношение улова сеголетков к среднему за период 1931—1934 гг.

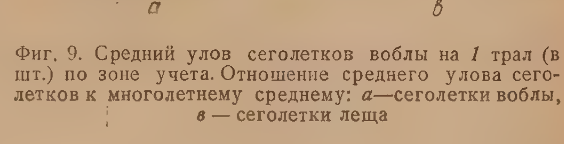
Годы	Для сеголетков воблы	Для сеголетков леща
1931 . .	На 364% выше среднего	На 321% выше среднего
1932 . .	» 95% ниже »	» 78% ниже »
1933 . .	» 94% » »	» 99% » »
1934 . .	» 75% » »	» 44% » »

1934 г.—472 тыс. ц, для 1935 г. 811 тыс. ц и для 1936 г. 800 тыс. ц (Александров, 1937).

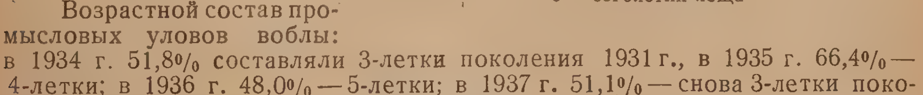
Два последние года дали небывало высокие цифры уловов. Учитывая, что основной массой в промысле леща являются особи 3—5 лет, становится очевидным влияние мощного поколения 1931 г. на промысел леща за три года (1934—1936 гг.).

Это положение подтверждается данными Волго-Касп. станции (1937) о возрастном составе промысловых уловов: в 1934 г. 62% составляли 3-летки; в 1935 г. 62,7% в промысловых уловах леща составляли 4-летки; в 1936 г. 76% в промысловых уловах леща составляли 5-летки.

То же можно сказать о молоди воблы. Цифры годовых промысловых уловов воблы по Волжскому району следующие: (Монастырский, 1937, 1938) для 1934 г.—370 тыс. ц; для 1935 г.—490 тыс. ц; для 1936 г.—407 тыс. ц; для 1937 г.—250 тыс. ц.



Фиг. 9. Средний улов сеголетков воблы на *1* трал (в шт.) по зоне учета. Отношение среднего улова сеголетков к многолетнему среднему: *а*—сеголетки воблы, *в* — сеголетки леща



Возрастной состав промысловых уловов воблы: в 1934 г. 51,8% составляли 3-летки поколения 1931 г., в 1935 г. 66,4%—4-летки; в 1936 г. 48,0%—5-летки; в 1937 г. 51,1%—снова 3-летки поколения 1934 г.

Таким образом высокие уловы 1934, 1935, 1936 гг. в значительной мере были обеспечены мощным поколением 1931 г., а в 1937 г.—довольно сильным поколением 1934 г.

Заключение

На основании всего изложенного можно вывести некоторые общие положения и закономерности количественного распределения сеголетков.

1. Сеголетки воблы и леща распределяются в предустьевом пространстве Волги крайне неравномерно.

2. Молодь воблы и леща совершает определенно направленные миграции.

3. Сеголетки воблы в течение лета отходят из дельты на юго-запад и на восток вглубь моря; сеголетки леща из дельты идут на северо-во-

сток, в пределах предустьевого пространства. Осенью, начиная с сентября, молодь воблы передвигается в обратном направлении, молодь леща подтягивается к дельте, идя вдоль северного побережья.

4. Миграционные пути сеголетков, повидимому, определяются главным образом гидрологическими условиями: основные пути сеголетков воблы из дельты в море вполне совпадают с направлением течений; глубины постепенно увеличиваются по мере удаления от дельты, и мы видим продвижение молоди воблы в течение лета на более глубокие места и концентрацию ее на глубине 5,7 и, наконец, 9 м. Соленость в начале лета в ближайших к дельте районах чрезвычайно низка, а в районах открытого моря и юго-западного побережья значительно выше — в эти районы устремляются основные массы сеголетков воблы; температурные условия Каспия, различные в начале лета, к августу сравниваются по всему Северному Каспию и это обстоятельство, видимо, благоприятствует захождению сеголетков воблы в августе в отдаленные участки моря.

Таким образом вся совокупность внешних факторов в основном определяет миграционные пути сеголетков воблы. Последние в течение лета придерживаются мест более глубоких и более осолоненных с благоприятными температурными условиями. Их осенний обратный путь к дельте совпадает с изменением окружающих условий.

В отличие от сеголетков воблы сеголетки леща, в основном, придерживаются мест с малыми глубинами, с низкой соленостью и в большинстве случаев с пониженной температурой. Их миграции проходят, в основном, в пределах предустьевого пространства и авандельты Волги.

5. В целях количественного учета молоди нами устанавливаются зоны учета, облов которых позволяет получать показатели урожая молоди с меньшей затратой времени и средств, чем это делается в настоящее время. Для получения количественных показателей необходимо ежегодно проводить разрезы через намеченные зоны учета. Вероятно, предложенные нами зоны не являются окончательными и в дальнейшем будут уточнены. Тем не менее на сегодня они дают достаточно ориентирующие показатели.

6. Сравнение количества молоди по годам за 4-летний период показывает, что как для сеголетков воблы, так и леща, 1931 г. был годом высокого «урожая», последующие за ним 1932 и 1933 гг. — годами очень низкого «урожая» и, наконец, 1934 г. опять дал некоторое повышение «урожайности» по сравнению с предыдущими годами.

Сравнение цифр промысловых уловов леща и воблы за последние годы (1932—1937) устанавливает, что 1932 и 1933 гг. были годами низкого промысла леща, 1934 — годом значительно более высокого и 1935—1936 гг. дали рекордные уловы леща и воблы. Именно, необычайно многочисленное поколение молоди 1931 г. через 3—5 лет, в 1934, 1935 и и 1936 гг., дало сильное увеличение промысла.

Низкие урожаи 1932—1933 гг. отразились на промысловых уловах последних лет, дав значительное снижение добычи. Как показывают новейшие данные по учету урожая молоди, с 1941 г. можно ожидать некоторого повышения промысла.

Институт морского рыбного хозяйства
и океанографии
Москва

Поступило
27.V.1937

ЛИТЕРАТУРА

1. Александров А., Лещ, Сборн. «Перспективы и пути развития рыбной промышленности Сев. Каспия», Изд. н.-пром. разведки Сев. Каспия, Сталинград, 1937.
2. Брегман Г., Колебания уровня Каспийского моря, Исследования морей СССР, вып. 24, 1936.
3. Валединский В. и Апполов Б., Дельта р. Волги, 1930.
4. Егорова Т., Материалы по биологии молоди леща, Тр. I Всекаспийской научной рыбохозяйственной конференции, т. 1, 1936.

5. Кавравский Ф. и Классен Ф., Опыт мелиорации мест нереста в дельте р. Волги в 1912 г., Материалы к познанию русского рыболовства, т. II, вып. 7, 1913.
6. Майский В., Распределение молоди рыб в Азовском море и его значение для регулирования рыболовства, учета урожая молоди и прогнозов рыбной продукции, Тр. Азчерниро, вып. II, 1938.
7. Михалевский А., Схема течений Каспийского моря, Записки по гидрографии, 1931.
8. Монастырский Г., Вобла, Сборн. «Перспективы и пути развития рыбной промышленности Сев. Каспия», Изд. н.-пром. разведки Сев. Каспия, 1937.
9. Монастырский Г., Вобла Северн. Каспия, журн. Рыбное хозяйство СССР, № 10, 1938.
10. Пришлецов В. и Самойленко В., Климатический атлас Сев. части Каспийского моря, Пищепромиздат, 1937.
11. Расс Т., Учет урожая молоди рыб на Северном Каспии, Тр. I Всекасп. научн. рыбохоз. конф. ВНИРО, т. 1, 1936.
12. Расс Т., Исследования количественного распределения молоди рыб в северной части Каспийского моря в 1934 г., Зоолог. журн., т. XVII, 1938.
13. Рэссель Э., Научно-промысловые исследования и связь их с ихтиологией, Изд. ВНИРО, 1934.
14. Соколов А., Распределение стока в дельте р. Волги В.-К. станции ВНИРО (рукопись, 1936).
15. Танасийчук В., Скат и распределение молоди воблы в 1934 г., Тр. I Всекасп. науч. рыбохоз. конф., т. I.
16. Чугунов Н., Биология молоди промысловых рыб Волго-Каспийского района, Тр. Астрах. научн. рыбохоз. станции, т. VI, вып. 4, 1928.
17. Iohansen A., On the fluctuations in the quantity of young fry among plaice and certain other species of fishes and causes of the same, Rep. Dan. Biol. stat., vol. 33.
18. Jensen A., On the influence of the quantity of spawning Herrings upon the Stock of the following years, Journal du Cons., II, № 1, 1927.
19. Hjort J., Fluctuations in the great fisheries of Northern Europe, Rapp. et Proc. Verb., vol. XX, 1914.
20. Hjort J., Fluctuations in the year classes of important food-fishes, Journal du Conseil, v. I, № 1, 1926.
21. Scofield E., Early Life History of the California sardine (Sardina caerulea) with special Reference to distribution of Eggs and Larvae, Fish Bulletin, № 41, 1931.
22. Sund O., The Fluctuations in the European stocks of Cod, Rapp. et Proc. Verb., v. CI, 3-ème partie, 1936.
23. Sund O., The renewal of a Fish Population studied by Means of Measurement of Commercial Catches, Rap. et Procès-Verbaux, v. LXV, 1930.

I. I. KAZANOVA. QUANTITATIVE DISTRIBUTION OF THE YOUNG OF FISHES IN THE NORTH PART OF CASPIAN SEA

SUMMARY

In the present work we made use of the materials of the Volga-Caspian Station, namely, of the «fry records», compiled on the basis of collections of fry in 1931—1933 in the northern part of the Caspian Sea.

It proved possible to use data only on the fry of two main commercial species of Caspian fishes — the Caspian roach (Rut. rutilus caspicus Jak.) and the bream (Abramis brama L.). When studying their ecology all the available data on depth, temperature and salinity were used.

All our data on quantitative distribution of years fry groupe lead to a conclusion that the fry of the Caspian roach and of the bream are distributed near the mouth of the Volga differently and very disproportionally.

Most of the fry of the Caspian roach are concentrated in regions remote from the shore, being confined in July and August to the depths of 5—9 m. In the autumn the young of the Caspian roach return to the shoal water.

The 0-groupe of the bream do not move into the deep sea, being mostly confined to the region of the «slope», and only seldom reaching the depth exceeding 5—6 m.

The young of both the Caspian roach and of the bream performs definitely directed migrations. The fry of the Caspian roach move during the summer from the delta of the Volga river in two directions: south-west-

wards and eastwards towards the open sea, while the fry of the bream move from the delta north-eastwards, to the shores of the Caspian Sea. In the autumn, beginning in September, the young of the Caspian roach moves in the opposite direction, from E to W, and from SW to NE, approaching the delta; the young of the bream approaches at that time to the delta moving along the north-western shore.

The temperature of the water in the northern part of the Caspian Sea in the beginning of the summer is different in different places, while by the August it becomes uniform almost throughout the whole Northern Caspian, this condition evidently favouring the migrations of the Caspian roach young to the remote regions of the sea. The ways of migration of the Caspian roach are determined chiefly by whole totality of the environmental factors. The Caspian roach fry are confined during the summer to the regions of a more considerable depths, saline water, and more favourable temperature conditions. The return of the young in the autumn to the delta coincides with a change of the surrounding conditions: a decrease of the water temperature and a certain increase of saliness far from the mouth of the river.

The migrations of the bream fry are presumably connected with the limits of the fresh water zone. The fry of the bream, moving away from the delta reach a zone of a higher salinity and direct their way along its border, to the NO, sticking in their travel to the meeting region of fresh and saline water. The fry of the bream are confined to the regions of small depths, low salinity, and mostly of low temperature.

In order to record quantitatively the yeld of all the young of fishes it would be necessary to cover with a net of stations the whole region of their distribution (the whole sea) and to record differentially every year the young throughout the whole range of its distribution. Such investigations are however too expensive. In order to evaluate the «yield» it is reasonable to find the regions and the terms of the chief accumulations of the young and to make through these regions samples, which may serve as relative indices of the yield of fry. In this way, we established definite regions in the vicinity of the river mouth which are characterized by a constant presence and a highest concentration of the young of fishes, and adopted them as «record zones» of the yield of years fry.

The borders of these regions are quite natural and border the actual regions of distribution of fry in summer (July-August).

On the basis of the material collected in these zones during 1931—1934, we estimated the ratios of the average catche of years fry of the bream and of the Caspian roach during the July-August of every year to the average of several years.

The graphs of these percentage ratios give an idea of the extremely high yield in 1931, of a strong decrease of the yield in 1932 and 1933, and of certain increase of it in 1934.

Comparing our data on the «yield» of fry with those on industrial catches of bream and of Caspian roach and on the distribution of the latters according to age, we see that the aboundant takes of 1934—1936 depended in a considerable degree on the aboundance of the fry in 1931. The poor yields of 1932—1933 influenced the industrial takes of the last years, resulting in a considerable decrease of the catch. Recent data on the records of yields of the fry show that a certain increase of takes is to be expected again, beginning with 1940—1941.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1940
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URRS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

И. В. КОЖАНЧИКОВ

ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА РАЗВИТИЕ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ

(*Представлено академиком* С. А. Зерновым)

1. Постановка вопроса и методика

Настоящее сообщение касается связи условий роста и развития некоторых видов чешуекрылых (Agrotis segetum Schiff, Loxostege sticticalis L., Ephestia kühniella Zell., Pyrausta nubilalis Hb., Panthea coenobita L.) с изменчивостью их морфологических и биологических признаков (сроки развития, длительность жизни, плодовитость, размеры особей, форма органов, их пропорции).

Наличие ранее напечатанных работ, содержащих фактический материал по зависимости развития отдельных фаз этих видов от влияния экологических факторов, позволяет ограничиться приведением лишь иллюстрационного материала, не затрагивая деталей методики, но охватывая вопрос в целом.

Литературные сведения по зависимости изменчивости насекомых от условий среды ограничиваются немногими работами Janisch (1930). Изучая Prodenia littoralis, он установил, что изменчивость сроков развития гусениц носит закономерный характер; наименьшая изменчивость сроков развития наблюдается при оптимуме; так как Janisch считает, что оптимум характеризуется наибольшей скоростью развития, то и изменчивость сроков он ставит в связь со скоростью развития.

Позже Ежиков (1933) исследовал влияние температуры на развитие куколок Drosophila melanogaster и изменчивость числа стерноплевральных щетинок у имаго; он установил, что наименьшая изменчивость их числа наблюдалась при развитии куколок в условиях термического оптимума; параллельно он указывает, что термические колебания при развитии куколок, равно как и неблагоприятные термические условия развития, ведут к увеличению изменчивости числа стерноплевральных щетинок.

В последнее время появилась работа Золотарева (1935), который исследовал изменчивость размеров азиатской саранчи, развивающейся в разных условиях: в плавнях и на севере, близ предела распространения; он установил, что у этого вида наблюдается наибольшая изменчивость размеров у особей, собранных в плавнях, тогда как размеры особей, собранных близ северной границы распространения, дают меньшую изменчивость. Этот факт дал повод для критики работы Ежикова (1933) по существу найденной им связи.

Работ по изучению изменчивости комплекса биологических и морфологических признаков в зависимости от условий развития преимагинальных фаз не имеется; тем более отсутствуют попытки физиологического обоснования наблюдаемых колебаний изменчивости.

Существующие работы по физиологии роста и развития насекомых [Голышев, 1928; Бялошевич (Bialoszewicz), 1933], ограничиваются одними,

близкими к оптимуму условиями. Несколько ближе к затронутому вопросу стоит исследование Krogh'a (1914); он изучал общее количество выделяемой куколками мучного хрущака углекислоты и установил, что для всех термических условий количества ее (при отнесении на единицу веса) одинаковы и в переводе на калории, в среднем, равны 396 кал на 1 г живого веса за весь куколочный период.

Ранее (1935) мною была дана критика этого положения на основе изучения дыхания при развитии куколок мельничной огневки, озимой совки и лугового мотылька; в настоящем сообщении эти факты дополнены и связаны с физиологией роста.

Настоящее исследование распадается на две части: изучение влияния экологических факторов на рост (гусеничную фазу) и на метаморфоз (куколочную фазу) и изменчивость в зависимости от условий развития этих фаз.

Методика исследования была следующая; регуляция температуры осуществлялась в политермостатах, здесь же, с помощью различных солей (хлористый натр, хлористый кальций и др.), помещаемых в эксикаторы, достигалась определенная, необходимая влажность воздуха[1]. Насекомые помещались в определенные условия (тепла, влажности или питания) с начала изучаемой фазы; так, гусеницы с момента выхода из яйца, куколки с момента окукления, яйца с момента откладки; развитие особей протекало с указанного момента в этих определенных условиях до окончания развития данной фазы; в процессе развития подопытных особей учитывалась их смертность и длительность развития стадий; изучение дыхания велось на известном числе подопытных (в некоторых случаях специально помещенных в подопытные условия) особей, у которых газообмен исследовался при той же температуре, при которой происходило развитие; исследование изменений веса (и роста) шло путем ежедневных отсчетов, с помощью аналитических весов с точностью до $\pm 0{,}2$ мг.

Эксперименты с влиянием тепла на развитие ставились при определенной влажности, с влиянием влажности при определенной оптимальной температуре; в случае гусеничной фазы и те, и другие проводились при одинаковом режиме питания; изучение влияния питания на рост и развитие проводилось при условии оптимального режима тепла и влажности.

По окончании развития данной фазы в подопытных условиях все особи переносились в условия оптимум, где и протекало их дальнейшее развитие; в половозрелой фазе производился учет длительности жизни и плодовитости особей.

Исследование газообмена производилось с помощью приборов Баркрофта для крупных особей и Винтерштейна для мелких. Величины по кислороду даны редуцированными к нулю температуры (С) и 760 мм давления, причем в одних случаях отнесены к единице веса, в других случаях даны на особь (это в тексте оговорено).

Погибшие в имагинальной фазе насекомые фиксировались для каждой экспериментальной серии особо и затем производилось исследование размеров органов (длины лба, tibiae, valvae и т. д.), формы их путем получения индексов $\left(\frac{\text{длина}}{\text{ширина}} = \text{инд.}\right)$ и, наконец, пропорций частей тела (ног). Эти величины, равно как и величины для длительности сроков развития, жизни половозрелой фазы и пр. обрабатывались биометрически и степень их изменчивости измерялась средним квадратическим уклонением (σ); ошибки этих величин также вычислялись.

---

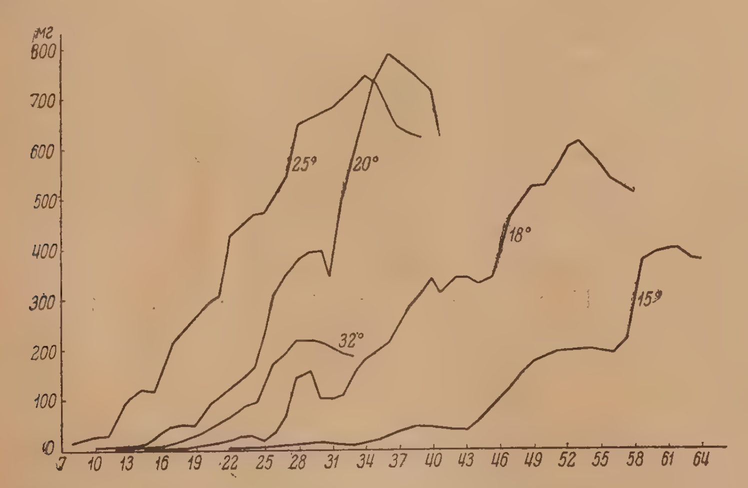
[1] Методику работы с влиянием влажности на развитие активных фаз насекомых см. в прежних работах. Методы регуляции влажности в условиях лабораторного эксперимента, Защита растений, № 3, 1935; Экспериментально-экологические методы исследования в энтомологии, Изд. ВАСХНИЛ, 1937.

В настоящем изложении я касаюсь двух фаз: личиночной и куколочной; для каждой из них материал изложен особо, но по одному плану. Для личиночной фазы сначала дается обзор фактов, освещающих влияние экологических факторов на скорость и интенсивность роста, а также на вымирание при росте, далее приводится материал по физиологии роста и, наконец, по изменчивости морфологических и биологических признаков в зависимости от условий роста; аналогичным образом распределяется материал и для куколочной фазы, за исключением, следовательно, данных по росту.

2. Влияние экологических факторов на рост и изменчивость

Влияние экологических условий в процессе роста было изучено у всех указанных ранее видов, но наиболее полно у A. segetum и L. sticticalis. Рост в разных экологических условиях может быть охарактеризован следующим образом.

Под влиянием температуры длительность периода развития гусениц изменяется в сторону укорочения при ее повышении, причем кривые роста (по весу особей) дают сокращение отдельных стадий (фиг. 1); величины конечного веса A. segetum максимально меняются при оптимуме (при 20—22°), в этих же условиях наблюдается и наименьшее вымирание за весь период роста. Ниже приводятся соответствующие величины для A. segetum (фиг. 1 и табл. 1); для других исследованных видов они аналогичны.



Фиг. 1. Рост гусениц Agrotis segetum в разных термических условиях (по ежедневным величинам веса)

При отклонении термических условий от оптимума вымирание гусениц по стадиям носит закономерный характер; у A. segetum при оптимуме развития наблюдается слабая смертность в начальных стадиях; с четвертой стадии смертность вообще прекращается; с отклонением термических условий от оптимума смертность в первых трех стадиях возрастает, падает на нуль в четвертой стадии, но вновь возрастает в последних; на фиг. 2 даны кривые вымирания этого вида по стадиям в зависимости от термического режима при развитии.

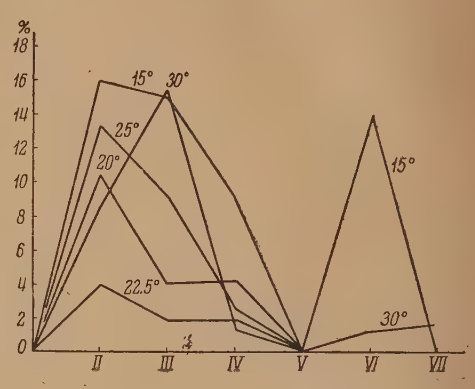
У L. sticticalis установлена подобная же зависимость вымирания при росте от термических условий, но в этом случае наименьшая смертность наблюдается в третьей и отчасти в четвертой стадиях, но не в четвертой и пятой.

Как видно, термический оптимум роста гусениц A. segetum не совпадает с наибольшей скоростью развития, но наблюдается при значительно более низкой температуре; подобная же зависимость установлена и для Panthea coenobita; для L. sticticalis наибольшая скорость развития совпадает с оптимумом роста.

Таблица 1

Зависимость веса A. segetum от термических условий роста

Температура	Длительность периода роста	Вес куколок (самок)
31,3	32,9	331 (291—387)
29,9	37,2	337 (286—434)
24,5	39,5	378 (299—446)
21,7	45,3	427 (331—585)
18,6	61,3	390 (310—487)
15,2	76,7	340 (220—420)
14,0	129,0	337 (336—338)



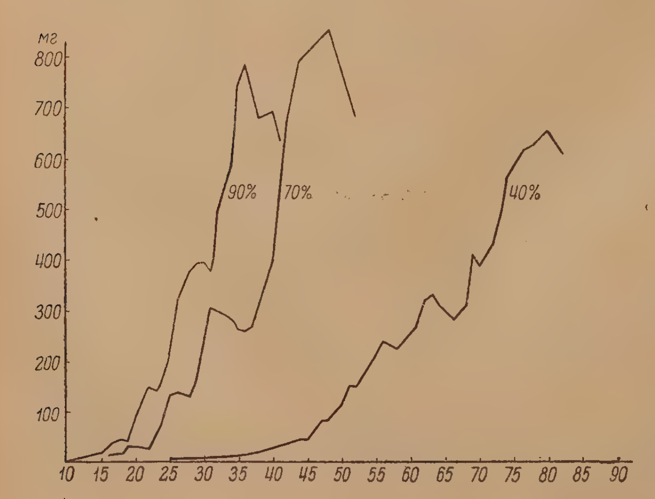
Фиг. 2. Вымирание гусениц Agrotis segetum по стадиям (в %) при росте в разных термических условиях

Влияние влажности внешне приводит к сходным явлениям, но в этом случае наибольшая скорость развития у всех видов совпадает с оптимальными условиями роста и наиболее тяжеловесные особи наблюдаются именно в этих условиях. Сочетание наименьшего вымирания при росте в разных условиях влажности видно из следующей таблички для A. segetum (табл. 2); здесь величины для длительности развития приведены для всех стадий вместе, начиная со второй.

Таблица 2

Длительность развития и вымирание гусениц II—VII ст. A. segetum при температуре 22,5°

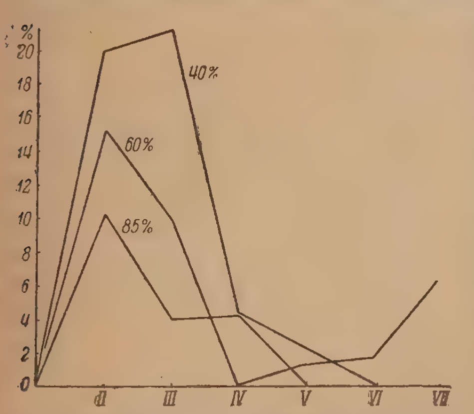
Влажность, %	100—90	80	60	40
Вымирание, %	20	6	59	80
Длительность развития, сутки	37,8	31,6	39,2	42,2



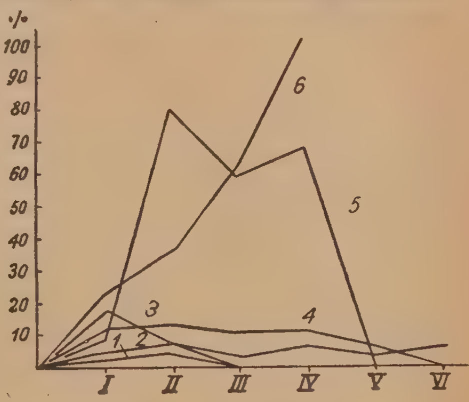
Фиг. 3. Рост гусениц Agrotis segetum в разных условиях влажности при температуре 22—20° С (по ежедневным величинам веса)

Отклонение режима влажности от оптимума приводит к растягиванию периода отдельных стадий (фиг. 3); картина вымирания гусениц по стадиям в общем та же, что и в предыдущем случае, но здесь сначала с ухудшением условий влажности при росте смертность возрастает во второй и третьей стадиях, падает в четвертой стадии и вновь возрастает в последних стадиях (для условий влажности в 60%); при дальнейшем ухудшении условий влажности смертность чрезвычайно сильно возрастает в первых стадиях, не давая увеличения в последних (фиг. 4). Этот последний факт, повидимому, связан с более полной адаптацией немногих особей, оставшихся в живых в этих крайних депрессивных условиях.

Рост в условиях оптимума температуры и влажности, но при питании различными (по степени питательности) растениями, ведет к аналогичным результатам; при питании подходящим кормом, для L. sticticalis — Chenopodium album (и некоторые другие представители этого семейства,



Фиг. 4 Вымирание гусениц Agrotis segetum по стадиям (в %) при росте в разных условиях влажности при температуре 22—20° С



Фиг. 5. Вымирание гусениц Agrotis segetum по стадиям (в %) при питании различными растениями: 1 — Chenopodium album; 2 — Artemisia vulgaris; 3 — Solanum tuberosum; 4 — Pirus malus; 5 — Agropyrum repens; 6 — Calluna vulgaris

а также виды Amaranthaceae), а для A. segetum — Cirsium arvense, Chenopodium album и ряд других растений, рост протекает наиболее скоро, причем особи достигают наибольшего конечного веса. Питание растениями, в той или иной мере неподходящими, ведет к затяжке периода развития и снижению интенсивности роста, а следовательно, и конечного веса особей; при питании крайне неблагоприятным кормом рост идет лишь до некоторых стадий, за которыми наступает гибель (кривых роста я не привожу; они подобны двум первым сериям).

Вымирание по стадиям носит в этом случае вполне закономерный характер; у A. segetum при питании наилучшим кормом вымирание наблюдается лишь в первых двух стадиях; с ухудшением питания смертность возрастает и при питании листьями пырея, хотя известная часть особей и достигает конечной стадии, тем не менее в средних стадиях вымирание равно 60—70%; наконец, при питании вереском и таволгой (а также другими неподходящими растениями) вымирание является максимальным и по стадиям возрастает до 100% (фиг. 5).

Наблюдаемые изменения в вымирании при росте в разных экологических условиях, как видно, могут быть обобщены чисто внешним признаком—степенью вымирания.

Для оптимума роста следует считать характерным полное отсутствие смертности, если же таковая, в связи с отклонением условий

роста от оптимума, начинает возрастать, то первоначально наблюдается смертность лишь в младших стадиях; с ухудшением условий роста наблюдается общее увеличение смертности и наличие ее в старших стадиях. В оптимальных условиях роста скорость развития может и не быть максимальной.

Естественно предположить, что в основе наблюдаемых явлений лежат общие для них физиологические причины. Попытку изучения этих общих причин дает исследование дыхания; поглощение кислорода при росте дает распределение посуточных величин для интенсивности дыхания, параллельное кривым для роста; эти кривые мною опубликованы ранее (1937), здесь я их не привожу. Более важным является сопоставление величин поглощенного кислорода с приростом живой массы в разных экологических условиях; вычисление количества кислорода, затрачиваемого на прирост живой массы, может быть произведено по формуле:

$$\frac{C}{B} = X,$$

где C — величина потребленного за всю стадию развития кислорода (в мм^3), B — величина прироста живой массы за стадию (в мг)[1] и X — количество кислорода, потребного для нарастания живой массы в той или иной стадии. Эта величина, следовательно, характеризует количество энергии, затрачиваемой организмом на рост (образование живой массы) в разных экологических условиях.

Полученные величины для затраты кислорода на прирост живой массы, при развитии в разных термических условиях, для Agrotis segetum дают следующее распределение цифр (табл. 3)[2]:

Таблица 3

Расход кислорода (в см^3) на прирост 1 г живого вещества Agrotis segetum в разных стадиях

Температура, °C	Стадии				
	III	IV	V	VI	VII
15	314,0	100,7	130,0	137,0	—
18	318,5	50,3	90,4	106,0	183,2
20	100,3	74,1	85,6	115,3	143,5
25	106,7	70,9	160,0	184,8	—
32	839,4	1 425,7	260,8	257,2	2 734,0

Из приведенных цифр видно, что рост в условиях термического оптимума протекает с наименьшей затратой энергии, причем при одних и тех же условиях в разных стадиях наблюдается различная затрата энергии на рост и, в частности, в третьей стадии[3] она больше по сравнению с четвертой и в некоторых случаях с пятой. Эти результаты вполне совпадают с установленными выше фактами по вымиранию при росте в разных термических условиях; как видно, найденные пределы увеличения затраты энергии на рост очень велики, и величины эти могут меняться у A. segetum во много раз.

[1] Величины для дыхания приведены с третьей стадии вследствие того, что первая и вторая стадии в силу их крайне малых размеров не могут быть точно измерены.

[2] В табл. 3, 4, 5 и 6 цифры характеризуют расход кислорода в см^3, затраченного на нарастание 1 г живого веса данного вида насекомого, при росте в разных условиях температуры, влажности и питания.

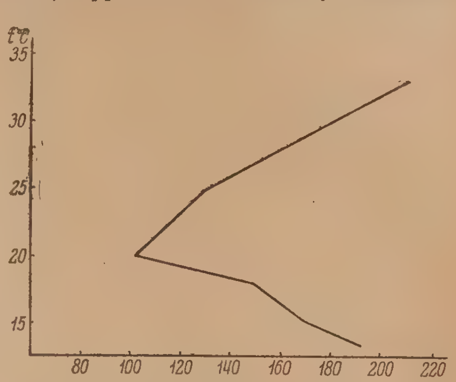
[3] Изучение величин прироста живой массы за стадию может быть произведено в период линек, когда кишечник пуст.

Исследование дыхания при росте L. sticticalis дает аналогичную картину (табл. 4); данные для этого вида, однако, менее точны в связи с тем, что темп роста L. sticticalis очень высок, почему число измерений дыхания, падающих на стадию, значительно меньше; тем не менее принципиально эти величины вполне аналогичны (цифры, однако, менее устойчивы).

Таблица 4

Расход кислорода (в см³) на прирост 1 г живого вещества Loxostege sticticalis в стадиях III — V

Температура, °C	Стадии		
	III	IV	V
15	183,8	220,3	153,0
18	78,0	72,6	192,6
20	71,2	97,2	154,0
25	90,1	77,4	225,3
30	170,4	59,6	184,2
35	—	194,0	347,0
37	263,2	322,5	450,4



Фиг. 6. Расход кислорода на прирост 1 г живого веса Agrotis segetum при росте в разных термических условиях; приведены средние величины, исчисленные по данным для отдельных стадий развития гусениц

Как видно, и в этом случае расход энергии на рост в области средних температур значительно снижен. Эта закономерность остается выдержанной также для влияния влажности и питания; в отношении влияния температуры наблюдается отличие лишь в том, что увеличение расхода энергии на рост наблюдается как при влиянии низкой, так и высокой температуры, тогда как в двух других случаях кривые односторонни (если оптимум влажности лежит близ 100%). Зависимость расхода энергии при росте в разных термических условиях для A. segetum изображена на кривой фиг. 6 в среднем для всех стадий.

Затрата энергии на рост A. segetum в разных условиях влажности (при температуре 20—22°) видна из следующих цифр (табл. 5).

Таблица 5

Расход кислорода (в см³) на прирост 1 г живого вещества Agrotis segetum в разных условиях влажности (при температуре 20—22° C)

Влажность, %	Стадии					
	III	IV	V	VI	VII	VIII
90—100	100,3	74,1	85,6	115,3	143,5	—
70	—	152,8	68,6	107,6	126,5	—
40	—	217,6	283,6	140,5	415,5	233,0

Затрата энергии на рост при условии различного качества пищи дана для L. sticticalis в табл. 6; для A. segetum она исследована не была.

Таким образом разнообразный по типу реакции организма круг явлений, включающий изменения размеров особей при росте и различия смертности, обобщается расходом энергии на нарастание живой массы в разных экологических условиях.

Если обратиться к изменчивости биологических и морфологических особенностей в зависимости от условий роста, то полученная здесь картина дает гармоничное целое с приведенными ранее фактами. При влиянии температуры на развитие гусениц A. segetum наблюдается значительное различие в изменчивости сроков наступления стадий, причем можно видеть значение двух факторов, оптимума роста и скорости развития. Сопоставление степени изменчивости сроков развития по их вариационным кривым, при высокой температуре (30° С) и при температуре оптимум, дает следующие результаты (табл. 7).

Таблица 6

Расход кислорода (в см³) на прирост 1 г живого вещества при условии различного качества пищи для Loxostege sticticalis

Название растения	Стадии		
	III	IV	V
Chenopodium album	73,0	72,6	192,6
Cannabis sativa	518,4	194,4	—
Vicia sativa . . .	615,0	—	—

Таблица 7

Степень изменчивости сроков развития по их вариационным кривым, при высокой температуре (30° С) и при температуре оптимум (22° С)

22° С Сутки,

Стадии	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	σ
I	—	—	—	—	—	68	28	4	—	—	0,56
II	—	—	—	3	72	7	—	—	—	—	0,40
III	—	—	—	1	58	3	—	—	—	—	0,09
IV	—	—	—	16	35	8	—	—	—	—	0,63
V	—	—	—	—	14	34	9	1	—	—	0,67
VI	—	—	—	1	5	48	4	—	—	—	0,46
VII	—	—	—	—	—	9	35	12	1	—	0,65

30° С Сутки:

Стадии	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	σ
I	—	—	94	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,00
II	—	73	7	4	—	—	—	—	-	—	—	—	—	—	—	0,52
III	—	—	23	39	4	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,72
IV	—	—	13	31	16	6	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1,08
V	—	2	3	20	22	15	5	—	—	—	—	—	—	—	—	1,11
VI	—	5	5	22	13	7	1	—	1	2	1	1	—	—	—	2,06
VII	—	—	1	1	3	1	5	4	4	4	—	1	—	—	1	2,33

Цифры в таблице указывают число особей, перешедших в следующую стадию на определенные сутки. Развитие в условиях оптимума характеризуется малой изменчивостью сроков, причем в первой стадии изменчивость их примерно такая же, как и в средних стадиях развития; развитие в условиях высокой температуры ведет к сильному возрастанию изменчивости сроков, но в первой стадии она минимальная; изменчивость их при этой скорости развития укладывается в пределы суток. При развитии в условиях низкой температуры изменчивость сроков подобна приведенным для высокой, с той лишь разницей, что и в первой стадии она является значительной.

Изменчивость сроков развития разных стадий гусениц A. segetum в условиях разной температуры может быть характеризована величинами среднего квадратического уклонения (без приведения полных кривых изменчивости, табл. 8).

Это распределение цифр иллюстрируется серией кривых на чертеже (фиг. 7).

Таблица 8

Изменчивость сроков стадий развития гусениц Agrotis segetum в $\pm\sigma$ (сутки)

Стадии	Температура				
	15	20	22	25	30
I	2,54	0,55	0,56	0,00	0,00
II	2,28	0,58	0,40	0,66	0,52
III	1,48	0,76	0,09	0,55	0,72
IV	1,59	0,80	0,63	0,56	1,08
V	1,99	1,95	0.67	0,99	1,11
VI	2,27	1,91	0,46	1,13	2,06
VII	—	—	0,65	1,85	2,33

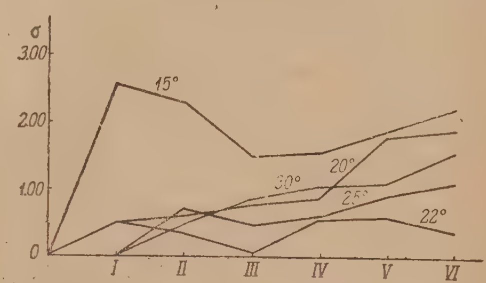
Из приведенных данных видно, что минимальная изменчивость сроков, измеряемая в среднем величиной сигмы в 0,40—0,70 суток, наблюдается при развитии в условиях температуры 22°; низкие и высокие температуры дают бóльшую изменчивость сроков, причем вообще изменчивость сроков развития возрастает в старших стадиях и лишь в условиях сильно пониженной температуры (ниже 15°) она велика в младших стадиях.

Аналогичным образом и влияние влажности для A. segetum приводит к возрастанию изменчивости сроков развития в неблагоприятных условиях; уже в условиях влажности 65% наблюдается возрастание изменчивости в пятой и шестой стадиях, а при росте в условиях влажности 45% наблюдается значительная изменчивость с первых стадий; это видно из цифр табл. 9.

Таблица 9

Изменчивость сроков стадий развития гусениц Agrotis segetum при разной влажности воздуха в $\sigma\pm$ (сутки)

Стадии	Влажность в %		
	85	70	40
II	0,58	1,22	0,92
III	0,76	0,67	1,28
IV	0,80	0,95	1,73
V	1,95	1,63	2,70
VI	1,91	2,71	2,55



Фиг. 7. Изменчивость сроков развития гусениц Agrotis segetum при росте в разных термических условиях по стадиям

Как видно, и здесь наблюдается полное совпадение с тем распределением цифр, которое констатировано для расхода кислорода при росте (табл. 5).

Аналогичным образом и ухудшение питания ведет к повышению изменчивости сроков развития; ниже приводятся лишь цифры для A. segetum; в этом случае, однако, наблюдается существенная деталь, которая просто выпала при исследовании влияния тепла и влажности (табл. 10).

При питании различными по питательности растениями изменчивость сроков развития возрастает от условий роста при питании оптимальным кормом (лебеда, осот) к росту при питании кормом, в известных отношениях неподходящим (картофель, яблоня); тем не менее в случае питания кормом, крайне неблагоприятным, изменчивость сроков развития вновь падает и доходит до минимума на тех растениях (пырей, вереск), на которых при росте происходит полное вымирание особей в старших стадиях (фиг. 8).

Изменчивость сроков развития колеблется не только по стадиям, но и в отношении всего периода роста гусеничной фазы; я даю величины изменчивости лишь для серий по росту при питании разными кормовыми растениями (табл. 11).

Изучение изменчивости длительности развития стадий гусеничной фазы в зависимости от условий роста у других объектов дает аналогич-

Таблица 10

Изменчивость стадий сроков развития гусениц Agrotis segetum в σ ± (сутки)

Стадии	Название растений							
	Chenopodium album	Cirsium arvense	Artemisia vulgaris	Solanum tuberosum	Pirus malus	Spiraea salicifolia	Agropyrum repens	Calluna vulgaris
I	0,98	0,49	1,37	1,63	1,38	2,33	1,09	0,49
II	1,02	1,65	1,17	1,33	1,81	1,58	1,73	0,95
III	1,59	1,52	1,67	1,16	6,18	2,79	1,00	0,60
IV	1,38	1,82	1,22	1,43	3,53	—	—	—
V	1,79	1,35	1,11	3,12	6,16	—	—	—
VI	1,42	1,34	0,95	—	5,94	—	—	—

ные результаты, но лишь у эврибионтных видов, а именно, у L. sticticalis и Pyrausta nubilalis. Напротив, изменчивость длительности развития отдельных стадий гусениц P. coenobita очень незначительна; в этом случае наблюдается та же картина, что и при росте при крайне ухудшенном (качественно) питании у A. segetum; при ухудшении условий развития наступает быстрое вымирание особей, тогда как длительность развития варииирует сравнительно слабо; это видно из цифр табл. 12.

Таблица 11

Изменчивость сроков развития личиночной фазы Agrotis segetum в зависимости от условий питания

Название растения	Длительность всего периода развития гусеничной фазы Agrotis segetum при температуре 22—25° C		
	N	M (max—min)	± σ
1. Cirsium arvense	41	42,8 (38—49)	3,06
2. Chenopodium album . . .	42	40,3 (36—54)	4,05
3. Artemisia vulgaris	40	43,9 (36—54)	4,75
4. Solanum tuberosum . . .	32	51,1 (27—58)	6,53
5. Pirus malus	22	90,3 (55—106)	23,10

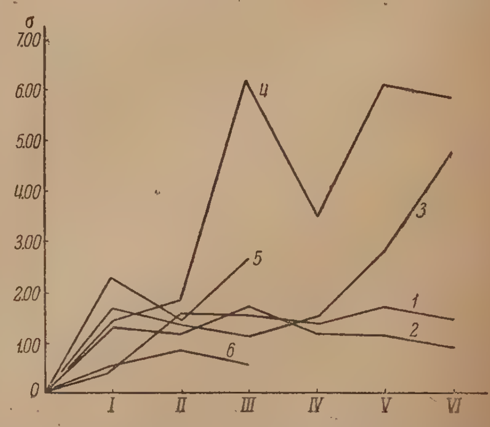
Отсутствие цифр для изменчивости сроков развития старших стадий при росте в условиях низкой и высокой температуры обусловлено вымиранием главной массы особей (или их всех) в этих условиях.

Факт слабой изменчивости стенотермного вида P. coenobita представляется весьма важным и говорит за то, что степень изменчивости сроков развития стадий при росте стоит в связи с возможностью регуляции

Таблица 12

Изменчивость длительности стадий развития гусениц Panthea coenobita в разных термических условиях

Стадии	Изменчивость сроков развития стадий гусениц Panthea coenobita ± σ (сутки)			
	температура, °C			
	18,6	22,5	25,5	28,5
I	0,92	0,62	0,00	0,45
II	0,71	0,43	0,50	0,55
III	1,08	0,89	0,84	—
IV	0,45	0,47	1,00	—
V	—	0,00	—	—
VI	—	0,45	—	—



Фиг. 8. Изменчивость сроков развития гусениц Agrotis segetum по стадиям при росте на разных пищевых режимах: 1 — Cirsium arvense; 2 — Chenopodium album; 3 — Solanum tuberosum; 4 — Pirus malus; 5 — Spiraea salicifolia; 6 — Calluna vulgaris

влияния фактора в данной степени; в случае слабости такой регуляции (например терморегуляции у P. coenobita) или ее невозможности (например у A. segetum при питании качественно крайне ухудшенным кормом) изменчивость сроков развития личиночных стадий не только не возрастает, но падает. Таким образом степень изменчивости сроков развития стадий гусеничной фазы стоит в связи с эврибионтностью вида и, следовательно, со степенью его физиологической пластичности; стенобионтные виды (каким, например, является P. coenobita) характерны слабой изменчивостью сроков стадий развития.

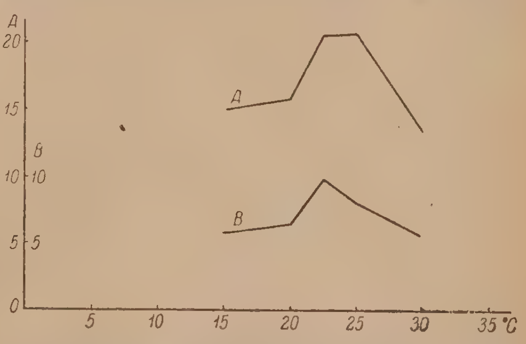
Если, тем не менее, изменчивость сроков развития наблюдается, то она носит закономерный характер и наименьшей является всегда при развитии в условиях оптимум; скорость развития играет соподчиненную роль, хотя при значительном общем укорочении периода развития изменчивость в связи с этим может сильно снижаться (например в первой стадии развития гусениц A. segetum).

Если обратиться далее к изменчивости величин по длительности жизни половозрелой фазы в зависимости от условий личиночного развития, а также к изменчивости плодовитости, то и здесь наблюдается вполне закономерная картина. Изменчивость длительности жизни половозрелой фазы оказывается наибольшей при росте гусениц в условиях оптимум; для термического фактора эти данные приведены в табл. 13 (см. также фиг. 9).

Таблица 13

Изменчивость длительности жизни имаго Agrotis segetum в зависимости от термических условий при росте

Температура, °C	Длительность жизни самок Agrotis segetum	
	M (max—min)	± σ
15	16,6 (9—31)	5,33
20	16,8 (4—31)	8,91
22	20,2 (6—38)	10,17
25	20,3 (6—41)	6,69
30	13,5 (5—29)	5,79



Фиг. 9. Длительность жизни самок Agrotis segetum в зависимости от термических условий роста гусениц: *A* — длительность жизни; *Б* — ее изменчивость (в сутках)

Как видно, максимальная длительность жизни наблюдается при росте в условиях термического оптимума; здесь же констатирована и наибольшая изменчивость этой величины. Влияние влажности в период роста сказывается на длительности жизни A. segetum менее резко и более сложно. Полученные результаты для этого вида характеризуют однообразную степень изменчивости длительности жизни половозрелой фазы независимо от условий влажности при росте, хотя длительность ее несколько возрастает при росте в условиях сухости (табл. 14).

Эти величины даны для термического режима при росте в 20°; возможно, что такое неопределенное влияние влажности стоит в связи с этой пониженной температурой при росте.

Изменения плодовитости самок, в зависимости от условий роста, аналогичны тому, что установлено для длительности жизни при влиянии температуры; максимальная плодовитость наблюдается всегда при ростс особей в оптимуме, причем в этих же условиях у разных особей она и наиболее изменчива (или во всяком случае изменчивость плодовитости очень велика). Я привожу цифры лишь для влияния температуры, так как влияние влажности и пищи при росте в общем дает тот же эффект (табл. 15).

В этой таблице не приведено величин сигмы, в связи с очень большой изменчивостью цифр по плодовитости и относительно (пропорционально) небольшим числом особей, тем не менее можно с уверенностью сказать по максимумам, что при оптимуме изменчивость величин для плодовитости больше, чем в депрессивных условиях развития.

Таким образом биологические признаки полувозрелой фазы варьируют закономерно, причем оба признака одинаково (и подобно величинам для веса особей), но кривая изменчивости их прямо противоположна той, которая наблюдается для величин сроков развития. Как видно, в случае этих признаков наибольшая изменчивость наблюдается в тех условиях, которые типичны наибольшими величинами (как средними, так и максимумами).

Таблица 14

Влияние влажности при росте на длительность жизни бабочек (самок) Agrotis segetum

Влажность, %	Изменчивость длительности жизни бабочек A. segetum в зависимости от условий	
	M(max—min)	± σ
100	16,8 (4—31)	8,91
85	17,1 (4—31)	6,48
65	20,1 (4—30)	6,42
45	20,1 (3—38)	8,66

При изучении морфологических признаков обнаруживается полная аналогия с тем, что приведено выше; имеются эти же два типа изменчивости: один, связанный с расходом энергии при росте, другой — с величинами конечного веса. Первый тип изменчивости наблюдается при изучении формы и пропорций органов, второй тип при исследовании размеров.

Таблица 15

Влияние тепла при росте на плодовитость самок Agrotis segetum и Loxostege sticticalis

L. sticticalis		A. segetum	
температура, °C	M (max—min)	температура, °C	M (max—min)
14,9	93 —	14,0	390 (968—65)
19,6	117 (269—27)	15,0	900 (1 140—0)
21,2	126 (191—18)	20,0	852 (1 290—0)
24,5	150 (287—25)	25,0	1 153 (1 315—0)
28,4	238 (384—105)	30,0	801 (1 020—240
32,1	252 (465—91)	32,6	586 (620—193)
34,2	73 (154—19)	—	— —

Исследование изменчивости формы valvae у A. segetum и L. sticticalis, формы tibiae и лобного выроста у A. segetum, а также формы лба у L. sticticalis дало во всех случаях одну и ту же картину; я ограничусь приведением лишь иллюстрационного материала. Изменчивость формы valvae у A. segetum в зависимости от термических условий при росте характеризует табл. 16[1].

Из величин сигмы видно, что изменчивость формы valvae возрастает к крайним условиям температуры, тогда как вообще индекс не дает ясной зависимости от температуры (можно усмотреть лишь слабое снижение его величины при оптимуме развития). Аналогичным образом и влияние ухудшающихся условий влажности ведет к возрастанию изменчивости;

[1] В таблицах для изменчивости морфологических признаков всюду приведено число особей, ибо оно нередко невелико; выше, для биологических признаков я этого не привожу, так как каждая серия насчитывает, как минимум, 40—30 особей, чаще же их число равно 100 шт.

я даю величины для формы лобного выроста A. segetum в зависимости от условий влажности при развитии (табл. 17); термический режим был равен 20—24°.

Как видно, сигма возрастает с ухудшением условий развития, причем в этом случае и индекс дает бо́льшие величины при росте в условиях пониженной влажности, т. е. лобный вырост при этих условиях несколько более широк (относительно своей длины); впрочем и здесь достоверность абсолютных различий величины индекса сомнительна.

Очень существенно, что подобно форме органов и пропорции их дают различные величины изменчивости в зависимости от условий роста, но в этом случае вообще изменчивость очень невелика; ниже приводится табличка изменчивости пропорций между длиной первого членика правой передней лапки и длиною голени этой же ноги у A. segetum в зависимости от условий влажности при росте (табл. 18).

Как видно, сигма дает возрастание величины от влажности 85% к влажности 45%.

Влияние питания сказывается совершенно аналогичным образом; цифры приведены в сокращенном виде для изменчивости размеров лба и формы valvae L. sticticalis в табл. 19, причем здесь же дается изменчивость размеров лба; из этих цифр видно, что изменчивость формы valvae возрастает в связи с ухудшением питания и именно качества пищи, тогда как изменчивость размеров лба падает.

Изменчивость размеров и при влиянии других факторов остается принципиально той же; далее приведена изменчивость размеров лба L. sticticalis для роста в разных условиях влажности и изменчивость длины tibia A. segetum при росте в условиях различной температуры (табл. 20).

Таблица 16

Изменчивость valvae Agrotis segetum в зависимости от термических условий при росте

Температура, °C	N	Изменчивость формы valvae A. segetum	
		M (max — min)	± σ
15—18	8	4,36 (5,2—3,7)	0,0429
17—21	9	3,98 (4,5—3,6)	0,0347
20—25	16	3,89 (4,4—3,6)	0,0240
21—27	17	4,10 (4,6—3,5)	0,0284
23—28	12	4,18 (4,6—3,3)	0,0471

Таблица 17

Изменчивость лобного выроста Agrotis segetum в зависимости от условий влажности при росте

Влажность, %	N	Изменчивость формы лобного выроста A. segetum	
		M (max — min)	± σ
85	45	1,027 (0,9—1,2)	0,0030
65	45	1,037 (0,9—1,2)	0,0085
45	22	1,054 (0,9—1,2)	0,0067

Таблица 18

Изменчивость пропорций правой передней ноги у Agrotis segetum в зависимости от условий влажности при росте

Влажность, %	N	Изменчивость пропорций ноги A. segetum от условий влажности при росте	
		M (max — min)	± σ
85	43	1,056 (0,9—1,4)	0,0010
65	45	1,099 (0,9—1,3)	0,0026
45	36	1,099 (0,9—1,4)	0,0030

Из приведенных цифр видно, что наибольшая изменчивость размеров правой передней голени A. segetum наблюдается при средней температуре 22—24°, при колебании ее в пределах 20—28°. Изменчивость размеров лба является также наименьшей при низкой влажности, сопровождавшей развитие гусениц, тогда как при оптимуме влажности размеры лба характеризуются значительной изменчивостью.

Для иллюстрации изменчивости размеров особей и формы их органов я привожу кривые изменчивости длины правой передней голени и формы valvae A. segetum в зависимости от термических условий роста (фиг. 10).

Сравнение всего приведенного материала показывает общую картину изменчивости как биологических, так и морфологических признаков в зависимости от влияния экологических факторов в период роста, обосновываемую физиологией роста и именно величинами затрачиваемой энергии на прирост единицы живого веса.

Таблица 19

Изменчивость лба и valvae Loxostege sticticalis в зависимости от условий питания при росте

Название растения	N	Изменчивость размеров лба ± σ	Изменчивость формы valvae *	
			N	± σ
1. Chenopodium album	47	0,031	46	0,0184
2. Beta vulgaris .	17	0,010	11	0,0219
3. Artemisia vulgaris	38	0,013	11	0,0472
4. Trifolium pratense	38	0,007	11	0,0412

3. Влияние экологических факторов на метаморфоз и изменчивость

Влияние экологических факторов в период куколочного метаморфоза ведет к близким изменениям в вымирании, скорости развития и других процессах, как то констатировано для личиночной фазы; кривые по длительности развития приведены далее по пути изложения фактического материала. Влияние температуры на развитие куколок ведет у всех исследованных видов к различным степеням вымирания, причем условия

Таблица 20

Изменчивость размеров tibiae Agrotis segetum и лба Loxostege sticticalis в зависимости от условий тепла и влажности при росте

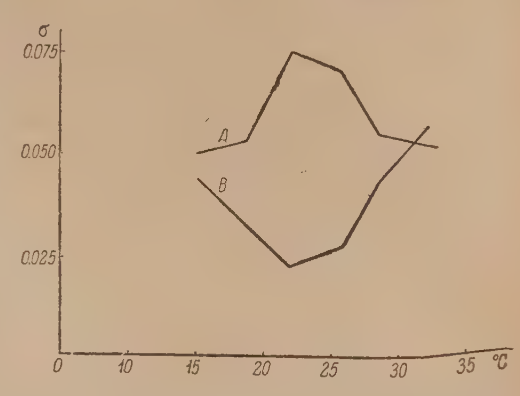
Изменчивость длины правой передней tibia A. segetum			
температура, °C	N	M (max — min)	± σ
15—18	13	1,65 (1,9—1,5)	0,050
17—21	17	1,65 (1,9—1,6)	0,055
20—25	40	1,74 (2,0—1,2)	0,075
23—28	29	1,69 (2,0—1,6)	0,071
26—31	23	1,66 (2,0—1,5)	0,058
29—34	18	1,54 (1,9—1,3)	0,055

Изменчивость длины лба L. sticticalis				
влажность, %	температура, °C	N	M (max — min)	± σ
95	25	46	0,97 (1,1—0,8)	0,031
45	25	48	0,78 (0,88—0,72)	0,001
95	30	48	0,95 (1,1—0,9)	0,014
45	30	36	0,78 (0,88—0,67)	0,005

* Число особей для величин изменчивости valvae для свеклы, чернобыльника и клевера невелико, тем не менее наблюдается резкая разница в степени изменчивости особей, выросших при питании свеклой и чернобыльником, хотя число их в этом случае равно; вероятная ошибка сигмы в этом случае ± 0,005 — 0,010.

наименьшего вымирания (или оптимум развития) для каждого из них специфичны. В табл. 21 даны цифры для изменений степени вымирания куколок A. segetum, L. sticticalis и Ephestia kühniella в зависимости от термических условий при развитии.

Как и в случае роста, оптимум куколочного метаморфоза характеризуется наименьшей затратой энергии при развитии на единицу живого веса особи. Ранее (1934) мною было установлено, что данные Крога (1914) являются слишком схематизированными и не отражают фактического положения вещей. Затрата кислорода в процессе куколочного метаморфоза единицы живого вещества различна; далее приводятся цифры, иллюстрирующие затрату кислорода при развитии куколок L. sticticalis и Tenebrio molitor (табл. 22).



Фиг.10. Изменчивость формы valvae *(B)* и размеров правой передней tibia *(A)* у Agrotis segetum в зависимости от термических условий роста

Величины для T. molitor приведены для сравнения с данными Крога по этому же объекту; они дают очень резко выраженную кривую с минимумом при 22—25° [1].

Изменения величин для длительности жизни и плодовитости аналогичны тому, что приведено для личиночного развития; область термического оптимума развития куколок выделяется наибольшей длительностью жизни и плодовитостью; изменчивость этих величин и здесь является максимальной; в табл. 23 я привожу средние величины, а также максимумы и минимумы для двух видов — A. segetum и L. sticticalis.

Таблица 21

Зависимость смертности куколок A. segetum, L. sticticalis и E. kuhniella от термических условий при развитии

Вымирание куколок					
Loxostege sticticalis		Ephestia kühniella		Agrotis segetum	
температура, °C	процент вымирания	температура, °C	процент вымирания	температура, °C	процент вымирания
11,0	100	9,9	100	10,0	100
15,4	33	14,6	53	17,1	31
20,5	20	21,4	14	19,0	3
25,1	12	24,0	2	23,0	8
28,1	7	30,9	7	29,0	6
33,3	16	32,7	51	30,5	54
38,4	100	35,0	76	33,8	100
		37,0	100		

Развитие куколок A. segetum протекало в условиях влажности 65%; куколки L. sticticalis развивались при влажности 75%.

[1] Эти величины даны на основании пересчета кривых, опубликованных Janda und Kocjan (1933) в их исследовании по влиянию тироксина на развитие куколок мучного хрущака; термические кривые дыхания куколок Tenebrio получены этими авторами по пути методического исследования.

Как видно, размах колебания величин для длительности жизни правильно возрастает при увеличении средней длительности жизни; для плодовитости это менее ясно в связи с тем, что для крайних условий не имеется достаточно материала и вообще материал для плодовитости в этом случае недостаточен.

Таблица 22

Расход кислорода на развитие куколок Loxostege и Tenebrio в разных термических условиях

Длительность развития куколок Loxostege sticticalis и расход кислорода при развитии 1 г живого веса			Длительность развития куколок Tenebrio molitor и расход кислорода при развитии из расчета на одну особь		
температура, °С	длительность развития, сутки	сумма поглощенного кислорода на 1 г, см³	температура, °С	длительность развития, сутки	сумма поглощенного кислорода на особь, см³
14,3	33	133,7	16,0	28	16,732
19,8	17	107,7	19,0	17	11,946
24,4	11	93,3	22,0	11	9,678
30,0	9	109,1	25,0	8	8,632
35,6	8	140,8	33,0	6	10,434
			37,0	7	15,719

Общая картина зависимости развития куколок и жизнедеятельности имаго подобна той, что найдена для влияния температуры на развитие гусениц, но менее резка; достаточно отчетливы лишь величины для расхода кислорода и вымирания особей при развитии. На фиг. 11 дана кривая влияния тепла на развитие куколок Loxostege sticticalis, а также степень вымирания при развитии куколок и плодовитость самок (общее количество продуцируемых яиц в среднем на одну особь) в зависимости от условий развития куколок. Влияние влажности на развитие куколок сказывается подобным же образом: неблагоприятные условия влажности ведут не только к понижению жизненности особей и возрастанию смертности при развитии, но также приводят к повышению расхода энергии при развитии единицы живой массы куколки. Цифры по вымиранию при развитии куколок в условиях различной влажности, равно как и для плодовитости самок, развитие которых в куколочной фазе прошло при разных условиях влажности, даны в более ранней работе автора (1934). Я привожу лишь величины для расхода энергии, исчисленные по углекислоте для куколок Ephestia kühniella (табл. 24).

Таблица 23

Зависимость длительности жизни и плодовитости имаго A. segetum и L. sticticalis от термических условий развития куколок

Температура, °С	Длительность жизни, сутки	Плодовитость (количество отложенных яиц)
Agrotis segetum		
34,3	8,0 (5—11)	23 (— —)
30,2	8,0 (1—13)	21 (266—0)
24,1	14,0 (7—20)	50 (201—0)
19,2	22,0 (15—27)	932 (— —)
18,0	17,0 (5—29)	430 (1105—0)
Loxostege sticticalis		
33,3	14,4 (30—3)	223 (452—0)
28,1	17,9 (33—1)	299 (446—0)
25,1	11,4 (22—1)	167 (549—0)
21,2	10,3 (20—1)	140 (501—0)
15,4	11,0 (21—2)	113 (388—0)

Изменчивость сроков развития куколок меняется, давая известный минимум, но в этом случае минимальная изменчивость наблюдается не в области оптимум развития, но она смещена к области наибольшей скорости развития; таким образом фактор скорости развития в отношении изменчивости сроков развития куколок играет выдающуюся роль; цифры табл. 25 иллюстрируют степень изменчивости сроков развития куколок L. sticticalis, A. segetum и E. kühniella.

Таблица 24

Расход энергии на 1 г живого веса куколок Ephestia kühniella при развитии в разных условиях влажности (в малых калориях)

Температура, °C	Влажность, %		
	35	60	85
15	5 084	1 083	2 641
20	1 456	908	2 352
25	1 133	797	1 549
30	2 250	564	862

Фиг. 11. Влияние тепла на развитие куколок Loxostege sticticalis; *1* — половая продукция самок, развивавшихся в разных условиях; *2* — вымирание куколок (в %) при развитии в разных термических условиях и *3* — расход кислорода (в см³) на грамм живого веса куколок при развитии

Наименьшая изменчивость сроков развития куколок, как видно, у всех видов сдвинута к высоким температурам, что связано со скоростью развития.

Изменчивость морфологических признаков тем не менее дает кривые, связанные с оптимумом; она подобна тому, что установлено для влияния экологических факторов на личиночное развитие (табл. 26).

Таблица 25

Изменчивость сроков развития куколок в зависимости от термических условий

Loxostege sticticalis		Agrotis segetum		Ephestia kühniella	
температура, °C	± σ (сутки)	температура, °C	± σ (сутки)	температура, °C	± σ (сутки)
33,3	0,57	30,5	1,02	32,5	1,55
28,2	0,54	29,0	0,89	30,5	0,98
25,0	0,56	25,0	0,97	29,7	0,81
21,2	0,99	22,0	1,22	26,2	1,00
14,5	1,91	21,0	2,31	24 0	1,58
—	—	19,0	2,23	22,5	1,62

Таблица 26

Изменчивость Pyransta nubilalis в зависимости от термических условий при развитии куколок

Температура, °C	Изменчивость луча (σ)		
	размеры	форма	N
30—31	0,0271	0,0418	20
28—29	0,0339	0,0133	17
25—26	0,0259(?)	0,0134	20
21—22	0,0376	0,0112	18
17—18	0,0301	0,0400	10

При развитии куколок при средних температурах изменчивость формы наименьшая и возрастает к крайним условиям, т. е. так же, как то найдено для влияния температуры на развитие гусениц; для размеров цифры неясны, но они близки к тому, что дано выше; при крайних условиях развития из-

менчивость размеров снижается по сравнению с тем, что установлено для смежных средних температур.

4. Заключение

По рассмотрении приведенного фактического материала, естественно, возникает вопрос о причинах закономерного распределения величин затраты энергии на рост и метаморфоз при влиянии экологических факторов. Какие-либо точные данные в этом направлении у меня отсутствуют; могут быть высказаны лишь соображения.

В исследованиях Farrer (1931), а также в предыдущих моих работах (1933—1936) показано, что кратковременные влияния температуры вызывают реакцию организма насекомого, выражающуюся в повышении окислительного процесса при отклонении температуры от оптимума, например у пчел, по Farrer (1931), у Exapate congelatella, L. sticticalis и многих других видов по моим исследованиям.

Можно думать, что это возрастание поглощения кислорода как реакция на отклонение экологического фактора от оптимума и есть основа той закономерности, которая наблюдается при исследовании физиологии роста и метаморфоза в разных экологических условиях. Таким образом в основе данной закономерности лежит регуляция влияния фактора и затраты энергии на нее; естественно, что чем сильнее отклонение данного фактора от оптимума, тем полнее должна быть его регуляция и выше расход энергии на нее.

С этим, естественно, связываются и факты по вымиранию при росте и развитии в неблагоприятных условиях; чем сильнее уклоняется фактор от оптимума и выше затраты энергии на регуляцию его, тем большее количество особей, истощаясь, погибает в процессе роста и развития. Истощение при развитии и росте у выживающих особей ведет к падению размеров (веса), укорочению длительности жизни половозрелой фазы и снижению плодовитости; с этими всеми фактами закономерно связаны и колебания изменчивости биологических и морфологических признаков.

Несомненно, что регуляция экологических влияний затрагивает биохимические процессы (помимо и в связи с окислительным процессом); в этом отношении также имеются некоторые факты. Ackermann (1926) установил, что термические условия развития тлей Ropalosiphum prunifoliae характеризуют химизм их жира; при воспитании тлей в условиях низкой и пониженной температуры температура плавления жира ниже. Timon-David (1931) указывает на различия химизма жира тлей при росте их на разных растениях и на сходство химизма жира особей с тем растением, которым оно питается. Мною (1935) установлены различия в составе жира гусениц лугового мотылька при развитии их в разных экологических условиях; при развитии при низкой температуре преобладают кислые жиры. Естественна мысль, что условия роста и метаморфоза могут менять не только химизм жиров, но также, может быть, резервных белков и других компонентов протоплазмы.

Степень реакции данного вида на экологические влияния и колебания величин затрачиваемой энергии на рост и метаморфоз, а также степень изменчивости биологических и морфологических признаков,—это все специфические свойства видов, связанные с их физиологической пластичностью.

Это подтверждает настоящее исследование; круг исследованных видов не однороден в отношении реакции на влияние экологических факторов; на ряду с этим виды эти характеризуются различиями в ареалах распространения. P. coenobita спорадически распространена по лесной зоне, встречаясь на некоторых (точно не установленных) стациях в старых борах; A. segetum распространен более широко, захватывая всю степную

зону Европы, и заселяет отчасти лесную и полупустынную зоны, но его распространение ограничено в Сибири; L. sticticalis распространен еще более широко, захватывая почти полностью лесную, степную и полупустынную зоны Евразии. Если сравнить реакцию этих видов на термические влияния, то можно усмотреть известную связь этой реакции с зональным их распространением. Термические пределы развития всех трех видов возрастают в той же последовательности, как и ширина ареалов распространения в зональном направлении, причем A. segetum и L. sticticalis, давая малые различия в ареалах распространения и в отношении термических пределов развития, разнятся сравнительно незначительно.

Если сравнить параллельно степень изменчивости сроков развития этих видов и максимальное ускорение их развития под действием температуры, то и здесь наблюдается параллель: степень изменчивости сроков развития стадий и степень ускоряющего влияния температуры возрастает у видов эврибионтных; они являются, следовательно, более пластичными в отношении влияния температуры. В табл. 27 приведены цифры, иллюстрирующие данный вывод.

Таблица 27

Изменчивость сроков развития и термические пределы некоторых Lepidoptera

Название вида	Наибольшая степень изменчивости сроков в $\pm\sigma$ (сутки)	Возможный термический интервал для полного развития, °C	Степень возрастания скорости развития гусеничной фазы в пределах возможной термической шкалы*
1. Panthea coenobita	1,08	18—25	1,8
2. Agrotis segetum	2,33	10—32	3,1
3. Loxostege sticticalis	4,78	12—36	4,1

Не трудно видеть, что степень изменчивости сроков развития, термическая шкала, в пределах которой возможно развитие, и степень ускоряющего действия температуры — три элемента, связанные между собою физиологическими причинами.

Как то видно из фактов, изложенных в специальной части, выводы Крога (1914) об отсутствии различий в количествах энергии, затрачиваемой при развитии в разных экологических условиях, оказались неправильными. Как для куколок мучного хрущака, так для L. sticticalis, A. segetum и E. kühniella установлены различия в затрате энергии в условиях повышенной или пониженной температуры.

В заключение могут быть даны следующие обобщенные выводы по изложенным ранее фактам.

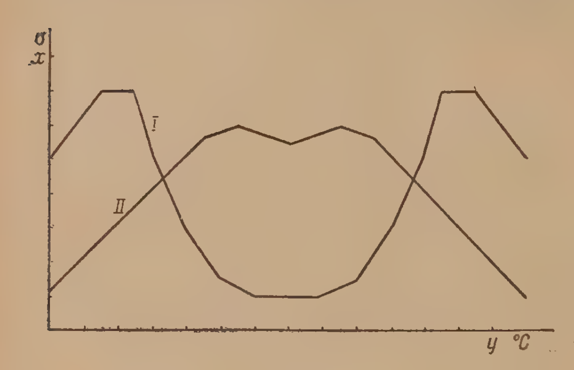
1. Влияние экологических факторов (тепла, влажности и пищи) изменяет в широких пределах интенсивность роста и энергетического обмена у чешуекрылых, закономерно меняя форму кривых; ухудшающиеся условия питания, тепла и влажности снижают интенсивность роста и энергетического обмена и сопровождаются повышением смертности в процессе роста и уменьшением веса (размеров) особей. Условия роста,

* Приводится максимальная степень ускорения развития под воздействием тепла; для первого вида эта величина дана лишь для первой стадии, для которой она установлена точно, для двух других—для всей фазы развития.

характеризующиеся максимальной (или высокой) интенсивностью энергетического обмена, также характерны наибольшим (или значительным) весом (размерами) окончивших рост особей.

2. Влияние экологических факторов при росте и развитии сказывается не только изменениями интенсивности энергетического обмена, но, главное, значительными различиями в затратах энергии на нарастание живой массы и метаморфоз. Рост и метаморфоз в неоптимальных условиях тепла, влажности и пищи характеризуются повышенными затратами энергии.

3. Изменчивость биологических и морфологических признаков под влиянием экологических факторов при росте и метаморфозе обобщается принципом оптимума, но характер кривых для изменчивости различных групп признаков различен. Могут быть намечены две группы признаков по их изменчивости в связи с экологическими влияниями (фиг. 10, 12).



Фиг. 12. Два типа изменчивости биологических и морфологических признаков: *I* — связанный с расходом энергии и *II* — с ее накоплением при росте

а) Группа, включающая признаки, связанные с расходом энергии при росте и развитии; сюда относятся: изменчивость формы органов, их пропорций и изменчивость сроков развития личиночных фаз; в отношении этой последней группы признаков существенное значение имеет скорость развития; с увеличением скорости развития изменчивость сроков уменьшается (особенно в куколочной фазе). Этот тип характеризуется наименьшей изменчивостью признаков при оптимуме.

б) Группа, включающая признаки, связанные с накоплением энергии при росте (в личиночной фазе); сюда относятся изменчивость размеров (веса) особей, длительность их жизни в половозрелой фазе и плодовитость. В этом случае наблюдается максимальная (или значительная) изменчивость указанных признаков при оптимуме, причем абсолютные размеры особей (или вообще указанных величин) при оптимуме максимальны (или значительны).

4. Степень изменчивости признаков тесно связана с физиологической пластичностью видов; чем более широко экологически распространен вид и более эврибионтен, тем большая индивидуальная изменчивость наблюдается в его биологических и морфологических признаках.

ЛИТЕРАТУРА

1. Голышев, Газообмен тутового шелкопряда от яйца до гибели имаго, Труды Центр. шелководств. станции, М., стр. 527, 1928.
2. Ежиков И., Индивидуальная изменчивость и оптимум, Зоолог. журн., XII, стр. 108, 1933.
3. Золотарев Е., Условия существования и индивидуальная изменчивость у азиатской саранчи, Зоол. журн., XIV, 4, стр. 722, 1935.
4. Кожанчиков И., Роль энергетических процессов в куколочном развитии озимой совки и мельничной огневки, ДАН СССР, 2, стр. 595, 1934.

5. Кожанчиков И., Гигрорегуляторная реакция куколок озимой совки и мельничной огневки как реакция на влияние влажности среды, ДАН, 3, стр. 548, 1934.
6. Кожанчиков И., Роль бескислородных процессов в личиночной диапаузе некоторых представителей Pyralidae, ДАН, 2, 3—4, стр. 322, 1935.
7. Кожанчиков И., Газообмен насекомых при температуре ниже нуля, ДАН, 3, 8, стр. 24, 1935.
8. Кожанчиков И., К вопросу об изменении физиологических процессов при развитии насекомых в разных термических условиях, Защита растений, № 5 стр. 75, 1935.
9. Кожанчиков И., Расход энергии в процессе куколочного развития как функция температуры, Труды ЗИН, 4, стр. 313, 1936.
10. Кожанчиков И., Физиологическая характеристика стено- и эвритермии насекомых, Зоолог. журн., XV, 2, стр. 217, 1936.
11. Кожанчиков И., Рост и физиологическое состояние насекомых в разных экологических условиях, Зоол. журн., 16, стр. 88, 1937.
12. Кожанчиков И., Плодовитость чешуекрылых в зависимости от экологических условий, Зоол. журн., 16, стр. 643, 1937.
13. Ackermann L., The physiological basis of the wing production in the grain aphid, J. of exp. Zool., 44, 1—61, 1926.
14. Białoszewicz K., Badania nad przemianą materji i energji w rozwoju owadow. I. Produkcja ciepla w okresie wzrostu larwalnego i metamorfozu Lymanthria dispar L., Kosmos, LVII, p. 21, 1933.
15. Farrer M., Metabolism of adult bee, J. Econ. Ent., 24, p. 6., 1931.
16. Janda und Kocjan, Ueber den Sauerstoffverbrauch der Puppen von Tenebrio molitor L., Zool. Jahrb., 52, p. 561, 1933.
17. Janisch E., Das Exponentialgesetz als Grundlage einer vergleichenden Biologie, Berlin, 1927.
18. Janisch E., Die Massenvermehrung der Baumwolleneule Prodenia littoralis in Aegypten, Ztschr. Morph. u. Oekol. Tiere, 17, S. 339, 1930.
19. Janisch E., Über die Wertung der Variabilität bei der mathematischen Erfassung biologischer Gesetzmässigkeiten, Acta Biotheoretica 1, p. 47, 1935.
20. Kozhantschikov J., Individuelle Wärmeregulation der Insekten, Zool. Anz., 103, p. 30, 1933.
21. Kozhantschikov J., Ueber die Temperaturabhängigkeit einzelner physiologischer Prozesse und ihre Beziehung auf das Lebensoptimum des Organismus, Ztschr. angew. Entomol., 20, S. 580, 1934.
22. Kozhantschikov J., Ueber die Beziehung der Entwicklungsgeschwindigkeit zur Mortalität beim Optimum, Ztschr. angew. Entomol., 22, S. 452, 1935.
23. Kozhantschikov J., Ueber die physiologische Bedeutung der Wärmesumme bei Insekten, Zool. Anz., 113, S. 7, 1936.
24. Kozhantschikov J. and Maslova E., Ueber die Totalmenge des verbrauchten Sauerstoffs während der Puppenmetamorphose, Zool. Jahrb. Physiol., 55, p. 219, 1935.
25. Kozhantschikov J., Carbohydrate and fat metabolism in adult Lepidoptera, Bull. Ent. Res., 29, p. 103, 1938.
26. Krogh A., On the rate of the development an CO_2 production of chrysalids of Tenebrio molitor at different temperatures, Ztschr. allgem., Physiol., 16, p. 178, 1914.
27. Timon-David J., Recherches sur les matières grasses des Insectes, Ann. Fac. Sc., Marseille, 1931.

J. W. KOZHANTSCHIKOV. INFLUENCE OF ECOLOGICAL FACTORS ON DEVELOPMENT AND VARIABILITY OF LEPIDOPTERA

SUMMARY

The present paper represents an essay of investigation of physiological conditions of variability of the biological and morphological characters in some Lepidopterous species (A. segetum Schiff., L. sticticalis L., P. nubilalis Hb., E. kühniella Zell., P. coenobita Esp.) in connection with the influence of ecological factors during the growth and metamorphosis.

The following methods were adapted. The influence of temperature on the development and metamorphosis was studied by help of multiple temperature cabinets; the humidity was controled by use of salts (Kozhantschikov, 1935); the influence of chemical composition of food was tested by feeding of Agrotis segetum and Loxostege sticticalis-larvae by different plants species. The growth was studied by daily weighings by help of analytical balance. The gaseous metabolism during the growth period and metamorphosis was investigated by use of the apparatus of Barkroft (Krogh) and Winterstein.

1. The influence of the ecological factors (heat, humidity and food) change powerfully the intensity of growth and energy balance in mentioned above species of insects. The not optimum thermal conditions or those of the humidity as well as that of not adequate feeding cause the depression of the intensity of growth and of the energy balance, acompanied by the increased mortality of individuals. On the contrary the growth under the optimum conditions of food, heat and humidity is characterized by high intensity of energy balance and by maximal weight (size) of mature individuals.

2. The influence of not adequate ecological conditions during the growth period or metamorphosis of insects causes not only depression of the growth processes but an highly increased expense of energy necessary for growth or metamorphosis of an unit of life substance comparing with energy expense under the adequate conditions of food, heat and humidity. The ecological conditions which cause the increased expense of energy provoke an increase of mortality of individuals during the development and decrease of the fecondity of those, which reached the adult phase.

3. The variability of biological and morphological characters is also connected with the energy balance during the development; the changes in variability show a dependence from optimum conditions of the development. It is possible to distinguish two types of variability.

First type includes the variability of proportions of organismus, form of organs and variability of the duration of stages of the development. It is characterized by the increased variability of above mentioned characters under not adequate conditions of the development. The increase of variability of these characters is connected with the increase of the energy expense during the development.

Second type includes the variability of size or weight of adult individuals, the duration of life of adult insects and the fecondity of them. It is characterized by increased (or maximum) variability of mentioned characters under adequate ecological conditions of the development and decreased variability under pessimal conditions. This type of variability is connected with the accumulation of energy during the development of individual.

4. The variability of all characters depends upon the physiological adaptability of organism. The species of insects widely adapted to the changes of ecological conditions (eurybiotic ones) such as Agrotis segetum, Loxostege sticticalis, Pyrausta nubilalis etc. are characterized by a broad range of variability of energy expense during the development and a broad range of variability of both biological and morphological characters. The stenobiotic species—Panthea coenobita on the contrary shows a weak adaptability to ecological conditions.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1940
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

А. А. ДРОБКОВ

ВЛИЯНИЕ РАДИОАКТИВНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ НА УРОЖАЙ РАСТЕНИЙ

(Представлено академиком **Д. Н. Прянишниковым)**

Современные исследования в области физиологии питания растений и удобрений все больше и больше обнаруживают необоснованность прочно установившегося до сих пор взгляда, что растениям для питания, поддержания жизненных процессов и построения сложной растительной ткани необходимо только ограниченное количество питательных элементов (10—15 элементов).

Это понятие утвердилось в агрономической науке с прошлого столетия, несмотря на то, что оно не согласуется с химическим анализом золы растений, который постоянно обнаруживает необычайную сложность растительного состава. Обычно в растениях присутствуют все те элементы, которые содержатся в почве.

В настоящее время в растениях найдено более 60 химических элементов. По количественному составу они делятся на 3 группы: макроэлементы, микроэлементы и ультрамикроэлементы. К первой группе обычно относят элементы, которые содержатся в растениях в большом количестве, например: кислород, водород, углерод, азот, фосфор, калий, кальций, магний, сера, железо, натрий, хлор, кремний и др., составляющие около 98—99% живого веса растений.

Ко второй группе относятся элементы, содержащиеся в растениях в значительно меньших количествах, от 10^{-3} до 10^{-5}%, например, бор, марганец, медь, мышьяк, иод, цинк, бром и др.

К третьей группе — ультрамикроэлементы — относятся элементы, которые содержатся в растениях в ничтожно малых количествах — от 10^{-5}% и меньше, например, радиоактивные элементы — радий, торий, уран, элементы редких земель и пр., физиологическое значение которых до сих пор почти не освещено.

Первая попытка экспериментально объяснить, чем питаются растения, была сделана Ван-Гельмонтом в 1629 г. Однако этот вопрос, в первом своем приближении, был решен только в половине XIX столетия.

Саксу, Кнопу, Гельригелю и др. удавалось выращивать в водных культурах нормальные растения при внесении только семи элементов — N, P, K, Ca, Mg, S, Fe. После этого стали считать, что растениям для нормального развития достаточно, по преимуществу, 10 следующих макроэлементов: C, H, O, N, P, K, Ca, Mg, S, Fe.

Такие же постоянно встречающиеся в растениях элементы, как: хлор, кремний, натрий, затем вся группа микроэлементов — были отнесены к случайным примесям, которые, по мнению прежних авторов, присутствуют в растениях вследствие того, что растения поглощают их как бы вынужденно своими корнями из почвы.

Однако со второй половины прошлого столетия намечается новый, исключительно важный для науки перелом. Стали интересоваться не только теми элементами, которые содержатся в растениях в больших

количествах, но и теми, которые постоянно присутствуют в ничтожно малых количествах — микроэлементы.

Уже Solm Horstmar (1851) на основании своих опытов отметил недостаточность для нормального развития растений вышеперечисленных семи элементов и указал на полезное действие марганца. Впоследствии работами Бертрана, Бренчли и др. была доказана необходимость для растений — бора, марганца, мышьяка, меди и иода и некоторых других — постоянно присутствующих в растениях микроэлементов.

В настоящее время имеется уже много опытов, показывающих, что на некоторых почвах без внесения бора, марганца и меди растения не могут нормально развиваться и обеспечивать высокий урожай, с чем необходимо считаться уже и теперь при разработке теоретических и практических вопросов получения высоких и устойчивых урожаев.

Наши опыты показали значительное увеличение урожая гороха, огурцов, льна и других культур от внесения очень малых количеств элементов редких земель и титана. Следует указать, что редкие земли, кроме почвы, постоянно содержатся в качестве примесей в хибинских апатитах, фосфоритах и костяной муке. Титан же является одним из широко распространенных элементов природы: в почве содержится больше титана, чем углерода, азота, фосфора и серы.

В растениях, несомненно, содержится еще много таких элементов, которые выполняют в них важную физиологическую роль, но значение этих элементов почти не изучено.

К ним в первую очередь необходимо отнести радиоактивные элементы: уран, радий, актиний, торий и продукты их распада. Эти элементы заслуженно привлекают к себе внимание благодаря своим удивительным свойствам и широкому распространению в природе. Они постоянно содержатся в почвах, растительных и животных организмах, во всех природных водах.

В земной природе, повидимому, нет такой среды, которая не содержала бы тех или других радиоактивных элементов. В атмосферном воздухе найдена эманация радия, тория и актиния. Интересно, что количество эманации убывает по мере удаления от земли. В почвенном воздухе, наоборот, количество эманации резко возрастает. В воздухе, кроме эманации, встречаются твердые продукты в виде мельчайшей пыли. Радиоактивные вещества распространены во всей земной коре и всех природных водах океанов, морей, рек и в грунтовых водах.

В земной коре содержится около 10^{-10} % радия, n 10^{-5} % тория и n 10^{-4} % урана. В воде радия содержится около $5{,}6 \cdot 10^{-14}$ %.

Радиоактивные элементы обнаружены в нефти, каменном угле, фосфоритах и во всех животных и растительных организмах, которые были подвергнуты исследованиям. В нефти обнаружены все продукты распада эманации радия. Некоторые каменные угли также содержат все продукты распада урана. В золе битуминозного угля (Швеция) содержалось до 3% урана. В фосфоритах Западной области (по исследованиям В. Русакова количество радиоактивных элементов составляет $30 \cdot 10^{-4}$ урановых единиц.

Содержание радиоактивных элементов в растениях и их влияние на урожай

Значение радиоактивных элементов в жизни растений, их количественное содержание в растениях и влияние на урожай относятся к новым, еще мало изученным вопросам. Здесь главная трудность заключается в том, что радиоактивные элементы содержатся в растительных и животных организмах в ничтожно малых количествах. С другой стороны, они по своей природе подвержены непрерывному распаду. Как известно, в настоящее время насчитывается 15 видов уранового ряда, 12 видов ториевого ряда, 10 видов актиниевого ряда и 11 продуктов распада ра-

диевого ряда. В свою очередь изучение этих вопросов начато сравнительно недавно.

Tomassina (1904) впервые качественным путем установил радиоактивность живых организмов.

Cann (1911) произвел интересные определения радиоактивности золы различных органов человека. Он нашел, что мозг обладает повышенными радиоактивными свойствами. Nodon (1924), испытывая методом фотографии радиоактивность зеленых листьев некоторых растений, получил почернение фотографической пластинки. В другой работе он установил радиоактивность плодов белого и красного винограда, которая сильно зависит от возраста растений. Landgworthy (1924) при исследовании зрелых плодов томатов нашел, что их радиоактивность в три раза выше по сравнению с природной водой города Вашингтона.

С точки зрения количественного содержания в растительных и животных организмах лучше всего изучен радий, что можно объяснить наличием хорошей методики.

Stoklasa (1920) определял содержание радия в соке Betula alba и Acer platanoides. В первом растении содержание радия колебалось от $5{,}24 \cdot 10^{-12}$ до $9{,}36^{-12}$ г на 1 л сока, во втором — от $4{,}37 \cdot 10^{-12}$ до $5{,}75 \cdot 10^{-12}$ г радия на 1 л сока.

Бурксер (1927) нашел следующие количества радия в разных растениях на 1 г золы: Salsola — $5 \cdot 10^{-13}$, Helianthus annuus — $4{,}3 \cdot 10^{-13}$, Zea Mays — $4{,}9 \cdot 10^{-13}$, Vitis Vinifera — $4{,}1 \cdot 10^{-13}$.

Более полные исследования по изучению количественного содержания радия в живых организмах произведены Биогеохимической лабораторией Академии Наук СССР, которой удалось установить радиоактивность всех подвергавшихся исследованиям растительных и животных организмов и их способность концентрировать радий в несколько сот раз больше, чем окружающая среда. Ниже приводится количественное содержание радия в воде и развивавшейся в ней ряски (табл. 1).

Таблица 1

Содержание радия в воде, где развивалась ряска

	Содержание радия, в %
Проба взята из поверх. (1927 г.)	$6{,}8 \cdot 10^{-13}$
» » из глубины (1927 г.)	$8{,}8 \cdot 10^{-13}$
» » из поверх. (1928 г.)	$6{,}8 \cdot 10^{-13}$

Развивавшаяся в этом пруду ряска содержала следующее количество радия в % на живое вещество: ряска—смесь (1927 г.) Lemna minor $3{,}9 \cdot 10^{-11}$, ряска (1928) Lemna minor $9{,}4 \cdot 10^{-12}$.

Вопросом о том, какое влияние оказывают радиоактивные элементы на развитие растений, стали интересоваться вскоре после открытия явлений радиоактивности. Исследования проводились по двум направлениям. Во-первых, интересовались, какое влияние оказывают радиоактивные излучения — альфа-, бета- и гамма-лучи — на рост растений, при условии воздействия ими на семена или уже развивающиеся растения. Во-вторых, проводились полевые и вегетационные опыты по изучению влияния радиоактивных элементов на урожай культурных сельскохозяйственных растений, при непосредственном внесении в почву и другую питательную среду.

Следует указать, что до настоящего времени больше всего проведено опытов с радием, значительно меньше с ураном и почти отсутствуют опыты с торием и с актинием.

Первые опыты по изучению влияния радиоактивных излучений (альфа-,бета- и гамма-лучи) на рост растений провели в 1899 г. Ciesel и Schwarz. В опытах было установлено, что рост растений от облучения семян радием сильно задерживается. Листья облученных растений приобретают желтую окраску с появлением желто-коричневых пятен.

Becquerel от воздействия бета- и гамма-лучей радия на семена белой горчицы и кресса в течение 2 часов не получил положительного влияния на прорастание семян, в то время как от более продолжительного облучения семена этих растений потеряли всхожесть.

Koernicke (1904—1905 гг.) в своих опытах установил, что отрицательное действие лучей радия на семена Vicia faba, Lupinus albus, Pisum sativum зависит всецело от продолжительности их облучения. В опытах 4-дневное воздействие лучами 5 мг бромистого радия, находящегося в стеклянной трубке, являлось той концентрацией, при которой семена облученных растений сильно понижали всхожесть. Но в его опытах интересно то, что облученные семена не потеряли всхожести полностью, даже при воздействии на них излучениями радия в течение 14 дней.

Отрицательное действие лучей радия наблюдал и ряд других исследователей (Matout, Dauphin, Culleminof и др.). Dautwitz в опытах с радием наблюдал такое явление: корни растений при воздействии на них лучами радия сильно понижают свое развитие, а в некоторых случаях совсем отмирают.

Hebert и Klingt изучали влияние лучей радия на ассимиляцию углерода и установили, что растения не могут ассимилировать углерод под воздействием только лучей радия. И больше того, в их опытах наблюдалось, что листья растений, семена которых вначале были подвергнуты воздействию лучей радия, медленнее ассимилировали углерод. Эти данные впоследствии стали оспариваться Stoklasa, который на основании своих опытов утверждал обратное.

Таким образом первые опыты с радием по преимуществу давали отрицательное действие на прорастание семян. Однако в литературе стали появляться указания на положительное, действие радия, например Gager в 1908 г. отметил ускорение всхожести семян, подвергнутых воздействию лучей радия. Эти указания впоследствии были подтверждены Fabre, который, изучая функциональные изменения отдельных органов растений, подвергнутых воздействию радиоактивных лучей, установил, что семена льна значительно ускоряли всхожесть после того, как они предварительно подвергались воздействию воздуха, в котором содержалось 1,5 Millicurie эманации радия на 2 л воздуха. Falta и Schwarz наблюдали ускорение роста овса под воздействием на семена только низких доз эманации радия. Более высокие концентрации оказывали отрицательное действие.

Интересные исследования провел Molisch. В своих опытах он интересовался вопросом, возможно ли лучами радия вызывать у растений положительный тропизм. Опыты показали, что соль радия весом 0,1 г не вызывает тропизма, в то время как от воздействия на проростки овса и вики препаратами с более высоким содержанием радия у проростков растений заметно были выражены изгибы в ту сторону, где находилась стеклянная трубка с радием, т. е. положительный тропизм.

В другой работе Molisch установил, что радий обладает свойствами нарушать зимний покой почек. В его опытах сирень, каштаны и тюльпаны под воздействием лучей радия раньше раскрывали цветочные почки.

Таблица 2

Влияние эманации радия на развитие Helianthus annuus (опыт проводился 15 мая 1912 г.)

Схема опыта	Количество дней воздействия эманации радия	Длина растения, в см
1. Контроль	—	5,7
2. Слабая концентрация эманации радия	2	9,5
3. Сильная концентрация эманации радия	2	0,4
4. Слабая концентрация эманации радия	4	6,4
5. Сильная концентрация эманации радия	4	1,2

Для изучения влияния эманации радия на рост растений Molisch сконструировал специальный аппарат, в котором молодые проростки подвергались воздействию эманации радия.

Опыты показали, что только низкие концентрации радия оказывали положительное действие на развитие проростков.

Более высокие концентрации сильно угнетали развитие растений (табл. 2).

Stoklasa в полевых и вегетационных опытах наблюдал положительное действие на урожай различных сельскохозяйственных растений от внесения урана и радия дополнительно к основным видам удобрений. В его опытах предварительное облучение семян лучами радия оказывало высокое положительное действие (табл. 3).

Таблица 3

Увеличение урожаев растений от воздействия на семена радием (опыты Stoklasa)

Название растений	Вес растений, в г (контроль)		Вес растений, в г (облученные радием семена)		Увеличение урожая	
	общий вес	вес семян или корней	общий вес	вес семян или корней	общий вес	вес семян или корней
1. Hord. dist.	458,60	209,30	612,30	278,80	153,70	69,50
2. Trit. vulg.	315,60	168,79	464,20	202,30	148,60	33,51
3. Z. Mais.	2 569,00	—	4 654,00	—	2 085,00	—
4. Beta vulg.	—	2 417,00 (корни)	—	4 884,00 (корни)	—	2 467,00 (корни)
5. Vicia Faba	494,80	203,70	568,60	264,30	73,80	60,60
6. Lupinus albus	484,72	148,50	694,28	232,70	209,56	84,20

Pilz в песчаных и водных культурах изучал влияние остатков радиоактивной руды на урожай гороха и кукурузы. Опыты проводились на питательной смеси Толленса. Радиоактивная руда вносилась в несколько сроков. Первая доза 1 г руды на сосуд была внесена в конце июня месяца, когда растения уже достаточно развились. Затем в несколько сроков эта доза была увеличена до 29 г руды на сосуд, что составляло около 0,000116 г радиоактивных элементов. Результаты опытов показали, что радиоактивная руда положительно влияла на урожай семян.

Под влиянием опытов, в которых радиоактивные элементы оказывали положительное действие на урожай, начиная с 1910—1911 гг. интерес к радиоактивным элементам настолько возрос, что в 1913 г. во Франции, а затем и в других странах появились на рынке первые радиоактивные удобрения под названием «В. А. К».

Эти удобрения подвергались широкой проверке. Согласно анализам Stoklasa, в радиоактивном удобрении содержалось 0,03% U_3O_8, 6% P_2O_5 и 4% K_2O.

Но увлечение радиоактивными удобрениями продолжалось недолго. В скором времени наступил резкий поворот в обратную сторону. Радиоактивные удобрения перестали применять потому, что их действие было или очень низким или они совсем не оказывали никакого влияния на урожай. Отрицательное отношение к радиоактивным удобрениям еще больше усилилось, когда в литературе появились указания, что положительное действие на урожай культурных с.-х. растений отсутствует не только от применения радиоактивных удобрений, но и от внесения в почву чистых солей радия.

Из новейших работ интересные опыты с радием провели Lepape и Trannoy, которые, изучив вначале содержание радия в двух почвенных разностях, провели затем на тех же почвах, в период с 1927 по 1933 г., полевые опыты с фасолью, репой, морковью, ячменем, пшеницей и маком.

В опытах изучались три дозы радия: в десять, сто и тысячу раз большие по сравнению с естественным содержанием радия в почве $1 \cdot 10^{-10}$%. Опыты показали, что только одна репа положительно отозвалась на внесение радия, с остальными растениями получились неопределенные результаты в том отношении, что, благодаря сильному расхождению параллельных делянок без радия, трудно было вывести какое-либо заключение о положительном или отрицательном действии радия.

Существенным недостатком этих исследований является то, что названные авторы проводили полевые опыты на очень малых делянках 1—2 м² при отсутствии повторных делянок там, где вносился радий. Следовательно, достоверность опыта получилась очень низкая.

Таким образом, несмотря на то, что изучением радиоактивных элементов занимаются давно, этот вопрос до сих пор остается мало изученным. Объясняется это тем, что в результате увлечения первыми опытами с радием, проведенными в период с 1910 по 1914 г., остались почти неизученными, например, такие важные вопросы:

1) какие концентрации радия и других радиоактивных элементов являются оптимальными для развития растений и какие вредными;

2) в какой степени радий и другие радиоактивные элементы нужны растениям и вообще нужны ли они им.

Этим главным образом приходится объяснить и неудачи с применением радиоактивных удобрений. В этом вопросе немалую роль сыграло и то, что стали рекомендовать в качестве радиоактивного удобрения даже мрамор, в котором количество радия не превышает его содержания в почвах; кроме того, промышленники стали с успехом продвигать всевозможные остатки радиоактивного производства, независимо от их пригодности в качестве радиоактивных удобрений.

Неудачи с применением радиоактивных удобрений впоследствии настолько ослабили научно-исследовательскую работу, что радиоактивными элементами почти не стали заниматься.

Экспериментальная часть

Наши первые опыты с водными культурами (салат) были проведены в 1932 г. Они вполне отчетливо показали положительное действие радиоактивных элементов—урана и тория—на развитие растений. В 1935 г. эта работа была продолжена с горохом. Ниже приведена схема вместе с результатами опытов.

Действие урана и тория изучалось на фоне полной питательной смеси без бора и совместно с бором.

Опыты проводились в шестилитровых стеклянных сосудах с дистиллированной водой. В каждый сосуд вносилась полная питательная смесь Гельригеля.

Радиоактивные элементы и бор вносились на 5-й и 6-й день после посадки растений в виде азотнокислых солей и H_3BO_3. Цифры опытов в схеме означают количество мг внесенных солей на сосуд.

Первый опыт был заложен 29 мая; уборка проведена 12 июня; второй опыт 18 июля, уборка произведена 27 октября. Результаты опытов приведены в табл. 4 и 5. Они показывают, что уран и торий в отсутствии бора (1-й опыт) значительно увеличили вегетативную массу растений, однако горох здесь не цвел. То же самое получилось, когда к питательной смеси Гельригеля дополнительно был внесен один только бор в количестве 3 мг H_3BO_3 на сосуд. Иная картина наблюдалась, когда

радиоактивные элементы были внесены совместно с бором (табл. 5). Только в этом случае растения нормально развивались, значительно увеличив вегетативную массу, с образованием бобов и семян гороха. Следовательно, отсюда можно сделать вывод, что одних радиоактивных элементов и одного бора недостаточно для нормального развития растений, если они вносятся на фоне питательной смеси Гельригеля (табл. 4).

Таблица 4

Первый опыт

Схема опыта	Средний вес сухих стебл.		Средний вес бобов		Средний вес корней	
	в г	в %	в г	в %	в г	в %
1. Смесь Гельригеля	7,66	100,00	—	—	2,80	100,00
2. » + Th 3,0	12,60	164,50	—	—	2,03	88,66
3. » + U 3,0	11,41	149,00	—	—	2,27	98,70

Таблица 5

Второй опыт

Схема опыта	Средний вес сухих стебл.		Средний вес бобов		Средний вес корней	
	в г	в %	в г	в %	в г	в %
1. Смесь Гельригеля	3,92	100,00	—	—	1,17	100,00
2. » + B 3,0	4,70	119,90	—	—	1,64	140,17
3. » + B 3,0 Th 3,0	10,28	262,00	34,37	—	2,21	190,00
4. » + B 3,0 U 3,0	9,18	234,00	24,43	—	2,11	180,34

При дальнейших исследованиях (1936, 1937 и 1938 гг.) нами ставились следующие основные задачи.

1. Изучение оптимальных концентраций радиоактивных элементов для растений, в первую очередь радия и урана.

2. Изменение количественного содержания урана и радия в растениях, в зависимости от изменения их концентраций в питательной смеси.

3. Поступление радия в отдельные периоды роста растений.

4. Влияние радиоактивных элементов на урожай и качество растений при внесении их в почву и песчаную среду дополнительно к основным азотным, фосфорным и калийным удобрениям.

В литературе эти вопросы совершенно не освещены.

С 1936 г. эта работа проводилась совместно с Биогеохимической лабораторией Академии Наук СССР.

В водных культурах радиоактивные элементы изучались на фоне полной питательной смеси Гельригеля с дополнительным внесением на сосуд 10 мг H_3BO_3 и 10 мг $MnSO_4$. Во всех наших опытах контролем служат те урожаи, которые получены на полной смеси Гельригеля с дополнительным внесением 10 мг борной кислоты и 10 мг сернокислого марганца.

Опыты проводились в 6-литровых стеклянных сосудах на дистиллированной воде. В 1936 г. в качестве опытного растения был взят горох Pisum Sativum сорт «Жегаловский» и в 1937 г. горох сорт Неистощимый.

Радиоактивные элементы вносились на седьмой день после посадки гороха. Повторность опытов четырехкратная.

Схемы опытов приведены вместе с результатами. Цифры в схеме означают количество внесенных радиоактивных элементов в граммах на сосуд. Уран и актиний вносились в виде азотнокислых солей, а радий

в виде хлористого радия. Актиний вносился в виде концентрата, содержащего и редкие земли, который был получен из Биогеохимической лаборатории Академии Наук СССР.

Питательные соли, входящие в смесь Гельригеля, вносились после нескольких перекристаллизаций, которые применялись с целью удаления содержащихся в них примесей. Однако, как показал спектральный анализ, удалить их полностью нам не удалось.

Оставшиеся примеси в питательных солях, несомненно, оказывали влияние на развитие растений, но точность опыта от этого не нарушилась, так как во все сосуды были внесены одинаковые количества питательных солей; следовательно, их влияние везде было одинаковым.

По условиям опыта растения убирались в стадии неполного созревания. Результаты опытов 1936 г. приведены ниже в соответствующих таблицах.

Влияние радия на урожай гороха

В опытах с радием изучались четыре дозы: $1 \cdot 10^{-11}$ г; $1 \cdot 10^{-10}$ г; $1 \cdot 10^{-9}$ г; $1 \cdot 10^{-8}$ г радия на сосуд. Результаты опытов приведены в табл. 6. Просматривая ее, мы видим, что от внесения такой ничтожно малой дозы радия, как $1 \cdot 10^{-11}$ г на сосуд 6 л дистиллированной воды на фоне полной питательной смеси Гельригеля, с дополнительным внесением 10 мг H_3BO_3, наблюдается значительное увеличение урожая. По сравнению с контролем (питательная смесь Гельригеля+бор и марганец) эта доза увеличила урожай вегетативной массы растений на 86,2%, а бобов гороха на 182,35%. Увеличенная в десять раз доза $1 \cdot 10^{-10}$ г радия на сосуд, по сравнению с предыдущей дозой, дает дальнейшее увеличение бобов гороха, незначительно снизив вегетативную массу.

Таблица 6

Влияние радия на урожай гороха
(опыт 1936 г.)

Схема опыта	Средний урожай стеблей гороха		Средний вес сухих бобов		Средний вес сухих корней	
	г/сос.	в %	г/сос.	в %	г/сос.	в %
1. Контроль	4,88	100,00	0,85	100,00	0,56	100,00
2. Ra $1{,}45 \cdot 10^{-11}$ г/сосуд . . .	9,09	186,27	2,40	282,35	1,00	178,37
3. Ra $1{,}45 \cdot 10^{-10}$ » . . .	8,57	175,61	2,70	317,64	0,98	175,00
4. Ra $1{,}73 \cdot 10^{-9}$ » . . .	7,72	158,38	2,02	237,64	0,85	151,78
5. Ra $1{,}45 \cdot 10^{-8}$ » . . .	7,40	152,64	2,37	278,82	0,90	160,71

При увеличении радия в сто раз—$1 \cdot 10^{-9}$ г и в тысячу раз —$1 \cdot 10^{-8}$ г радия на сосуд наблюдается уже небольшое снижение веса вегетативной массы и бобов гороха. Однако по всем этим дозам урожай гороха остается выше, чем в контрольных сосудах.

Таким образом оптимальные дозы радия для гороха в водных культурах находятся в пределах от $1 \cdot 10^{-11}$ до $1 \cdot 10^{-10}$ г радия на сосуд емкостью 6 л дистиллированной воды. Для других растений эти дозы могут изменяться. Кроме того, здесь мы наглядно видим чрезвычайно высокую чувствительность растений к таким ничтожно малым концентрациям элемента, которые, за исключением одного только радия, современная лабораторная техника не может количественно определить.

Для радия характерно и второе положение, что растения без особого вреда могут переносить концентрации его, в сто и тысячу раз большие по сравнению с оптимальными дозами.

Изменение количественного содержания радия в растениях, в зависимости от изменения его концентрации в питательной смеси, представлено в табл. 7. Радий определялся отдельно в надземной части растений и отдельно в корнях. Кроме того, определялся радий в питательной смеси, оставшейся после опыта.

Из табл. 7 видно, что радий найден в надземных частях растений, корнях и питательной смеси. Однако нужный баланс радия по отдельным вариантам схемы не получился. Из сопоставления первой и последней граф видна некоторая потеря радия, которую можно объяснить переходом радия в нерастворимое в воде состояние.

В надземных частях и корнях гороха радий распределяется таким образом, что, с увеличением его концентраций в питательной смеси, повышается содержание радия в отдельных частях растений. Но если мы попытаемся сравнить, сколько растения усвоили радия из тех количеств, которые были внесены в сосуды, и сколько его осталось неиспользованным в питательной смеси, то увидим, что там, где была внесена самая низкая доза радия $1{,}45 \cdot 10^{-11}$ г на сосуд, растения лучше всего его использовали; например, из внесенного количества растения усвоили $0{,}53 \cdot 10^{-11}$ г, что составляет 36,55% внесенного количества (на надземную массу приходится $3{,}82 \cdot 10^{-12}$ г, или 26,2%; на корни $1{,}5 \cdot 10^{-12}$ г, или 10,36%).

В растениях остальных вариантов, где внесены были высокие концентрации, в 10,100 и 1000 раз большие по сравнению с первой дозой, процент использованного растениями радия значительно ниже.

Следовательно, здесь мы имеем такое же отношение растений к радию, как и к остальным питательным веществам — N, P, K, Ca и т. д., т. е. растения более полно используют радий из тех питательных растворов, где внесены его малые количества, затем с увеличением дозы процент усвоенного радия уменьшается.

Отсюда можно сделать вывод, что радий необходим для нормального развития растений, несмотря на ничтожно малое содержание его в растениях.

Указанное положение еще больше подтверждается данными поступления радия в отдельные периоды роста растений. С этой целью нами в 1937 г. был проведен опыт с горохом, сорт Неистощимый—водные культуры.

Опыт проводился по следующей схеме: 9 июня 1937 г. в 12 параллельных сосудов, объемом 6 л, была внесена полная питательная смесь Гельригеля + 10 мг H_3BO_3 и 10 мг $MnSO_4$, затем в каждый сосуд высаживалось по 8 предварительно проросших растений. Через 5 дней (14 июня 1937 г.) во все сосуды была внесена одинаковая доза радия $1 \cdot 10^{-9}$ г на сосуд.

Для того, чтобы установить, какое количество радия используют растения в отдельные периоды роста, горох убирался в три срока: первый срок уборки 2 июля 1937 г.— стадия интенсивного роста; второй срок уборки 27 июля 1937 г.— стадия цветения; третий срок уборки 27 августа 1937 г.— стадия полной зрелости.

В каждый срок убирались четыре параллельных сосуда, радий определялся в Биогеохимической лаборатории Академии Наук СССР; результаты опытов приведены в табл. 8.

Из табл. 8 видно, что растения в разные периоды роста усваивают неодинаковое количество радия из питательной среды, например, в стадии интенсивного роста растения содержат $0{,}68 \cdot 10^{-11}$% Ra. В стадии цветения эти количества почти удвоились — $1{,}14 \cdot 10^{-11}$%. И больше всего растения содержат радия в стадии созревания — $2{,}9 \cdot 10^{-11}$%.

Содержание радия Ra в растениях

Количество внесенного радия в г/сос.	Количество оставшегося радия в питательной среде после опыта		Содержание в надзем. частях растений	
	в %	в г/сос.	в %	в г/сос.
$1{,}45 \cdot 10^{-11}$ г Ra	$2{,}8 \cdot 10^{-12}$	$1{,}7 \cdot 10^{-12}$	$5{,}02 \cdot 10^{-12}$	$3{,}8 \cdot 10^{-12}$
$1{,}45 \cdot 10^{-10}$ г Ra	$5 \cdot 10^{-14}$	—	$1{,}96 \cdot 10^{-12}$	$1{,}5 \cdot 10^{-12}$
$1{,}73 \cdot 10^{-9}$ г Ra	$2{,}1 \cdot 10^{-11}$	$1{,}3 \cdot 10^{-9}$	$3{,}37 \cdot 10^{-11}$	$2{,}3 \cdot 10^{-11}$
$1{,}45 \cdot 10^{-8}$ г Ra	$7{,}5 \cdot 10^{-11}$	$4{,}5 \cdot 10^{-9}$	$5{,}07 \cdot 10^{-10}$	$3{,}4 \cdot 10^{-10}$

Таблица 8

Содержание радия, в % в пересчете на сухое вещество — надземные органы

Стадия интенсивного роста (убраны растения 2/VII.1937 г.)	Стадия цветения (убраны растения 27/VII.1937 г.)	Стадия созревания (убраны растения 27/VIII.1937 г.)
$0{,}68 \cdot 10^{-11}$ %	$1{,}14 \cdot 10^{-11}$ %	$2{,}9 \cdot 10^{-11}$ %

Таким образом эти данные показывают, что радий растениями потребляется в течение всего вегетационного периода. Наибольшее потребление растениями радия, повидимому, обнаруживается в стадиях цветения и созревания семян.

Уран

Для изучения влияния урана на урожай гороха были взяты четыре следующих дозы: $4{,}73 \cdot 10^{-5}$ г; $4{,}73 \cdot 10^{-4}$ г; $4{,}53 \cdot 10^{-3}$ г; $4{,}73 \cdot 10^{-2}$ г урана на сосуд 6 л дистиллированной воды.

Три первые дозы вносились в один срок, через 6 дней после посадки гороха, а самая высокая доза $4{,}73 \cdot 10^{-2}$ г урана на сосуд была внесена в два срока. На седьмой день после посадки гороха было внесено $1 \cdot 10^{-5}$ г урана, а через 10 дней количество урана было доведено до $4{,}73 \cdot 10^{-2}$ г. Результаты опытов приведены в табл. 9, из которой видно, что две первые дозы урана дают определенное увеличение вегетативной массы, бобов и корней гороха.

По сравнению с контролем первая доза увеличивает урожай вегетативной массы на 25,61%, бобов на 90,5% и корней гороха на 35,71%. От увеличения дозы урана в десять раз — $5 \cdot 10^{-4}$ г урана на сосуд — получается дальнейшее увеличение урожаев. По этой дозе урожай стеблей увеличился на 50,2%, бобов гороха на 97,77% и корней на 60,71%.

Что же касается третьей дозы $4{,}53 \cdot 10^{-3}$ г урана на сосуд, то она уже дает резкое снижение всех частей растений. И, наоборот, самая высокая доза урана $5 \cdot 10^{-2}$ г урана на сосуд дает самый высокий урожай бобов и стеблей гороха, что, несомненно, объясняется внесением этой дозы урана в два срока.

Таблица 7

(горох Pisum sativum—опыт 1936 г.)

Содержание в корнях		Общее количество усвояемого растениями радия		Сумм. сод. в г. (пит. ср.+раст. после опыта)
в %	в г/сос.	усвоен. рад. в г/сос.	усвоен. рад. в % от внес. колич.	содержание после опыта
$1{,}19\cdot10^{-11}$	$1{,}6\cdot10^{-12}$	$0{,}53\cdot10^{-11}$	36,55	$7\cdot10^{-12}$
$1{,}46\cdot10^{-10}$	$1{,}8\cdot10^{-11}$	$0{,}195\cdot10^{-11}$	13,45	$2\cdot10^{-11}$
$1{,}45\cdot10^{-9}$	$1{,}7\cdot10^{-10}$	$1{,}93\cdot10^{-10}$	11,33	$1{,}8\cdot10^{-9}$
$1{,}04\cdot10^{-8}$	$1{,}5\cdot10^{-9}$	$1{,}84\cdot10^{-9}$	12,68	$6{,}3\cdot10^{-9}$

Таблица 9

Влияние урана на урожай бобов

Схема опыта	Средний вес сухих стеблей		Средний вес сухих бобов		Средний вес сухих корней	
	в г	в %	в г	в %	в г	в %
1. Контроль	4,88	100,00	0,85	100,00	0,56	100,00
2. U $4{,}73\cdot10^{-5}$ г/сос.	6,13	125,61	1,63	190,48	0,76	135,71
3. U $4{,}73\cdot10^{-4}$ »	7,33	150,20	1,68	197,72	0,90	160,71
4. U $4{,}53\cdot10^{-3}$ »	4,93	101,00	0,73	85,88	0,56	100,00
5. U $4{,}73\cdot10^{-2}$ »	7,44	152,46	1,74	204,72	0,85	151,76

При внесении урана в один срок значительная часть его вместе с фосфатами выпадает в осадок. В такой форме уран, видимо, остается мало доступным для растений. Таким образом оптимальная концентрация урана для растений в сильной степени зависит от сроков его внесения.

Какая концентрация урана является оптимальной для развития растений, на этот вопрос нельзя дать точного ответа, так как это в сильной степени зависит от сроков его внесения, но она находится в пределах $1\cdot10^{-4}$—$1\cdot10^{-5}$ г на сосуд, при одновременном его внесении.

Количественное содержание урана в растениях представлено в табл. 10. Здесь, как и в опытах с радием, определялось не только содержание урана в надземных частях и корнях, но и оставшееся количество урана в питательной смеси после уборки растений.

Уран определялся по альфа-методу. Как видно из табл. 10, уран найден в питательной смеси и в корнях растений.

В надземных же частях (стебли, листья и бобы) существующая методика не позволила его обнаружить. Для урана характерен тот факт, что он, по преимуществу, задерживается в корнях растений, например, в сосудах с дозой $4{,}73\cdot10^{-5}$ г урана на сосуд корни почти полностью извлекли его из питательной среды.

С увеличением концентрации урана в питательной смеси, в 10,100 и 1000 раз, количество поглощаемого урана по отношению к общему количеству постепенно снижается. Следовательно, здесь наблюдается та же закономерность, что и с радием, т. е. растения более полно используют уран из слабых растворов, но эта способность постепенно

снижается, и уран все больше и больше остается неиспользованным в питательной смеси.

Таблица 10

Содержание урана в растениях (горох Pisum sativum — опыт 1936 г.)

Внесено U в г/сосуд	Содержание в питат. смеси после опыта		Содерж. в надзем. части раст.		Содержание в корнях		Суммарн. содерж. в г пит. сред.
	в %	в г/сос.	в %	в г/сос.	в %	в г/сос.	
$4{,}73 \cdot 10^{-5}$ U	10^{-8}	10^{-6}	$2{,}10^{-6}$	10^{-5}	$2{,}10^{-4}$	$2{,}2 \cdot 10^{-5}$	$2{,}2 \cdot 10^{-5}$
$4{,}73 \cdot 10^{-4}$ U	$1{,}9 \cdot 10^{-6}$	$1{,}2 \cdot 10^{-4}$	$2{,}10^{-6}$	10^{-5}	$2{,}9 \cdot 10^{-4}$	$3{,}5 \cdot 10^{-5}$	$1{,}6 \cdot 10^{-4}$
$4{,}53 \cdot 10^{-3}$ U	$2{,}1 \cdot 10^{-5}$	$1{,}3 \cdot 10^{-3}$	$2{,}10^{-6}$	10^{-5}	$8{,}4 \cdot 10^{-4}$	$7 \cdot 10^{-5}$	$1{,}4 \cdot 10^{-3}$
$4{,}73 \cdot 10^{-2}$ U	$2{,}6 \cdot 10^{-6}$	$1{,}6 \cdot 10^{-4}$	$2{,}10^{-3}$	10^{-5}	$6{,}4 \cdot 10^{-3}$	$8{,}8 \cdot 10^{-5}$	$1{,}1 \cdot 10^{-3}$

Физиологическая роль урана, повидимому, другая, так как он по преимуществу задерживается в корнях, а радий более равномерно распределяется в надземных частях и корнях растений.

Сопоставление первой и последней графы указывает на некоторую потерю урана, так как сумма найденных количеств в растениях и оставшихся в питательной смеси меньше внесенной концентрации в сосуды. Объясняется это тем, что часть урана вместе с фосфатами выпала в осадок, который нами не был принят во внимание.

Актиний

Кроме радия и урана, в опытах 1936 и 1937 гг. нами изучалось влияние концентрата, содержащего актиний вместе с редкими землями.

Для изучения были взяты четыре дозы — $1 \cdot 10^{-9}$ г, $1 \cdot 10^{-8}$ г, $1 \cdot 10^{-7}$ г и 1.10^{-6} г актиния на сосуд, по сравнению с активностью радия.

Как и в опытах с радием и ураном, актиний вносился на 7-й день после посадки гороха, на фоне полной питательной смеси Гельригеля + + бор и марганец. Результаты опытов 1936 г. приведены в табл. 11. Мы видим, что влияние концентрата актиния до некоторой степени сходно с действием радия, а именно: что от внесения его ничтожно малых доз получается вполне определенное положительное действие.

Таблица 11

Схема опыта	Средний вес сухих стеблей		Средний вес сухих бобов		Средний вес сухих корней	
	г	%	г	%	г	%
1. Контроль	4,88	100,00	0,85	100,00	0,56	100,00
2. Ас. $1 \cdot 10^{-9}$ г/сос.	6,60	135,23	2,02	237,64	0,79	141,07
3. Ас. $1 \cdot 10^{-8}$ »	7,01	143,64	1,55	183,35	1,01	180,35
4. Ас. $1 \cdot 10^{-7}$ »	9,31	190,56	1,83	221,17	1,70	209,10
5. Ас. $1 \cdot 10^{-6}$ »	7,10	145,80	1,55	182,35	0,90	160,71

По самой низкой дозе $1 \cdot 10^{-9}$ г Ас на сосуд урожай семян гороха увеличился больше, чем в два раза — на 237,4%, вегетативная масса на 135,23% и корни на 141,07%.

При дальнейшем увеличении доз актиния в десять раз $1 \cdot 10^{-8}$ и в сто раз — $1 \cdot 10^{-7}$ г на сосуд урожай вегетативной массы и вес корней постепенно увеличивается, а бобов гороха снижается по сравнению с первой дозой. Но здесь нет строгой зависимости.

Изучение актиния представляет большой интерес потому, что в природных условиях радиоактивные элементы встречаются совместно. Там, где присутствует уран, будет содержаться радий и актиний и наоборот. Следовательно, в природных условиях радиоактивные элементы оказывают совместное действие на развитие растений. Этот вопрос в литературе также совершенно не изучен.

Рассмотренные выше данные с радием, ураном и актинием проверялись в 1937 г. в водных культурах по аналогичной методике и схемам с другим сортом гороха Неистощимый. Полученные результаты опытов подтвердили данные 1936 г.

Опыты 1938 г. с почвенными и песчаными культурами

Наши исследования были бы далеко неполными, если бы мы ограничились только опытами с водными культурами. Для того, чтобы решить, какое практическое значение будут иметь эти исследования, необходимо провести вегетационные опыты с почвенными культурами, с последующей проверкой полученных результатов в полевых условиях, придерживаясь тех оптимальных доз радиоактивных элементов, которые установлены в водных культурах.

Заграничная практика, как выше уже отмечалось, при проведении опытов с радием допустила ряд крупных ошибок, обычно применяя чрезмерно высокие дозы радия без учета, что радий и другие радиоактивные элементы нужны растениям в очень малых количествах и что радиоактивные элементы постоянно содержатся в почвах в значительно больших количествах, чем это требуется.

Поэтому от внесения радия и других радиоактивных элементов в почву не всегда можно получить положительное действие на урожай растений. Это прежде всего зависит от типа почв и вида растений. Кроме того, при изучении радиоактивных элементов большое значение имеет фон, на котором они изучаются. На бедном фоне, когда растения испытывают недостаток в других питательных веществах, положительное действие радиоактивных элементов может не проявиться даже в том случае, если их будет недостаточно в питательной среде для обеспечения полной потребности растений. Ведь радиоактивные элементы не заменяют остальных питательных веществ. Когда же в качестве фона вносятся органические и минеральные удобрения, то здесь имеются не меньшие трудности.

Как известно, органические и минеральные удобрения содержат радиоактивные элементы. Часто эти количества полностью обеспечивают потребность растений. Указанное положение сохраняет свою силу для остальных микро- и ультрамикроэлементов. Следовательно, в таких случаях положительное действие от внесения радиоактивных и других микроэлементов будет отсутствовать. Этим прежде всего объясняются те противоречия, которые встречаются в литературе, когда в опытах одних авторов получается высокое положительное действие от внесения микроэлементов, а в опытах других положительное действие отсутствует.

Эти обстоятельства особенно необходимо учитывать при проведении опытов с микроэлементами, принимая во внимание специфические особенности растений.

В 1938 г. нами проведены вегетационные опыты с почвой — среднеоподзоленный суглинок опытного поля Тимирязевской с.-х. Академии,

которая до постановки опытов содержала $1 \cdot 10^{-10}\%$ радия; 0,14% N; 0,13% P_2O_5 и 1,99% K_2O, pH почвы 6,5.

При проведении опытов нас интересовал вопрос, будут ли радий, уран и торий оказывать положительное действие на урожай растений при внесении их в почву. В качестве опытного растения были взяты огурцы сорт Муромские. В каждый сосуд в начале высаживалось по 6 растений, затем после прореживания оставлялось по одному растению.

Посадка огурцов была произведена 10 июня 1938 г. Всходы появились 15 июня, т. е. на 6-й день после посева.

Первое прореживание проведено 23 июня, второе — 29 июня, после чего было оставлено по одному растению.

В опытах изучались две дозы радия 10^{-10} и 10^{-8} г радия, одна доза урана 10^{-2} г и одна доза тория 10^{-3} г тория на сосуд 5 кг почвы.

Радиоактивные элементы вносились перед посевом огурцов на глубину 8 см, на фоне NPK + $CaCO_3$ по гидролитической кислотности, что составляло 0,525 г углекислого кальция на сосуд.

Радий вносился в виде хлористого радия, уран и торий в виде азотнокислых соединений. Азот вносился из расчета 1 г N; фосфор 0,6 г P_2O_5 и калий 1 г K_2O на сосуд.

Второй опыт был проведен с песчаными культурами; в нем изучались те же дозы радия, урана и тория, что и в почвенных культурах. Радиоактивные элементы вносились на фоне полной питательной смеси Прянишникова + 10 мг H_3BO_3 и 10 мг $MnSO_4$.

В качестве опытного растения была взята морковь, сорт Нантская. Посев моркови производился 1 июня 1938 г. Первое прореживание проведено 25 июня, второе 14 июля, после чего в каждом сосуде оставлялось по 3 растения. Убрана морковь 8 сентября 1938 г.

Для опытов применялся промытый кварцевый песок. Результаты опытов с почвенными и песчаными культурами приведены ниже в соответствующих таблицах.

В табл. 12 приведены результаты опытов с почвенными культурами. Мы видим, что без удобрения получился сравнительно низкий урожай. Средний вес свежих огурцов 19,6 г на сосуд, сухой надземной вегетативной массы 2,9 г, общая сахаристость огурцов 2,36%. В этом варианте опыта был только один сбор огурцов — 19 августа. От внесения NPK урожай огурцов и надземных частей растений значительно увеличился, общая же сахаристость и созревание огурцов остались почти без изменения.

В тех вариантах опытов, где на фоне NPK вносились радиоактивные элементы — радий, уран и торий, получилось не только значительное увеличение урожая, но здесь огурцы созрели на 12 дней раньше и сахаристость у них выше, чем у контроля, например: по дозе $1 \cdot 10^{-10}$ г радия на сосуд урожай свежих огурцов составляет 204,66 г на сосуд, сахаристость 3,8%, т. е. на 60% выше, чем у контроля. Огурцы здесь созрели на 8 дней раньше.

По увеличенной дозе радия в 100 раз — $1 \cdot 10^{-8}$ г радия на сосуд наблюдается дальнейшее увеличение урожая. По сравнению с контролем здесь урожай выше в 4,83 раза и огурцы созрели на 13 дней раньше. Но сахаристость здесь ниже, чем в предыдущем варианте опыта. Это можно объяснить тем, что сахар нами определялся в тех огурцах, которые были убраны 19 августа 1939 г. Первый же сбор огурцов не анализировался. Аналогичное действие оказывают уран и торий на урожай, созревание огурцов и их сахаристость, но радий среди них занимает первое место.

Для радиоактивных элементов в этом опыте характерно то, что их положительное действие слабо проявилось на увеличении вегетативных органов (стеблей и листьев).

Например, самое большое увеличение по дозе радия 10^{-8} г на сосуд составляет только 26,19%. В остальных вариантах опыта оно колеблется от 2,14 до 10,71%.

Следовательно, для огурцов положительное действие радия, урана и тория главным образом сказывается на увеличении плодоношения огурцов, ускорении их созревания и повышении сахаристости.

В опытах с морковью (табл. 13) (песчаные культуры) положительное действие радиоактивных элементов выражено достаточно определенно. Но здесь уже наглядно можно наблюдать, какое огромное значение имеет среда и специфическая особенность растений, например: средний урожай моркови в контрольных сосудах равняется 39,1 г на сосуд. Надземных частей — воздушно-сухой вес 3,06 г и общая сахаристость после инверсии 3,84%.

От внесения бора и марганца (второй вариант схемы) увеличивается вес моркови, надземных органов и повышается сахаристость. Среди отдельных радиоактивных элементов, которые вносились на фоне бора и марганца, первое место занимает уран, который увеличил урожай моркови на 118,18%, сахаристость на 70,83% и надземные органы на 51,96% (второй вариант схемы, табл. 13).

Радий занимает второе место, причем оптимальной дозой для моркови, на данном фоне, будет являться $1 \cdot 10^{-10}$ г радия на сосуд.

Увеличенная в 100 раз концентрация $1 \cdot 10^{-8}$ г радия уже уменьшает урожай моркови и снижает сахаристость по сравнению с предыдущей концентрацией.

Торий по своей эффективности приближается к действию радия.

Совместное внесение радия, урана и тория не дает какого-либо преимущества по сравнению с раздельным внесением этих элементов в одинаковых концентрациях.

Из всех вышеперечисленных опытов и особенно опытов с почвенными и песчаными культурами вытекает несомненный вывод, что это направление исследований имеет не только теоретическое, но и большое практическое значение, так как нам становится все более

Таблица 12

Влияние радия, урана и тория на урожай, созревание и сахаристость огурцов

Схема опыта	Средн. из 4 сосуд. Вес созр. огурц. по срокам в г/сос.				Общ. вес огур. (средн. из 4 сосуд.)		Средн. вес надз. орг. (возд.-сух. масса)		Общая сахар. после инверсии, в %	Увелич. сахара, в %
	7.VIII	11.VIII	19.VIII	1.IX	в г/сос.	в %	в г/сос.	в %		
1. Без удобрений	—	—	19,61	—	19,61	36,30	2,90	13,01	2,36	98,50
2. NPK	—	—	37,70	16,32	54,02	100,00	12,60	100,00	2,40	100,00
3. NPK + Ra 10^{-10} г/сос.	—	93,2	72,32	39,14	204,66	378,86	13,95	110,71	3,84	160,00
4. NPK + Ra 10^{-8} »	106,90	—	78,95	48,09	233,94	436,76	15,91	126,19	2,72	114,00
5. NPK + U 10^{-2} »	70,00	—	98,37	24,26	192,63	356,59	13,80	109,52	2,88	120,00
6. NPK + Th 10^{-3} »	61,69	—	81,45	55,62	198,67	367,77	12,87	100,14	2,56	117,00

Таблица 13

Влияние радия, урана и тория на урожай и сахаристость моркови

Схема опыта	Средний урожай моркови		Средн. урож. надз. част. (возд.-сух. массы)		Общая сахарн., в % после инвер.	Увеличение сахара, в %
	в г на сосуд	в %	в г на сосуд	в %		
1. Контроль (смесь Прянишник.)	39,10	100,00	3,06	100,00	3,84	100,00
2. » » » . . .	43,50	111,25	4,05	138,38	5,76	150,00
3. Ra 10^{-10} г/сос.	60,25	154,00	3,20	104,57	7,07	184,11
4. Ra 10^{-8} »	50,69	129,15	3,92	128,10	6,80	177,24
5. U 10^{-2} »	85,31	218,15	4,65	151,96	6,56	170,88
6. Tn 10^{-3} »	58,45	149,51	3,71	121,24	7,21	187,50
7. Ra 10^{-10} U 10^{-2} Tn 10^{-3}	56,50	144,50	4,70	153,60	6,56	170,83

ясным, что урожай растений в природных условиях зависит не только от наличия в почвах достаточных количеств усвояемых растениями азота, фосфора, калия, кальция, серы и железа, как это обычно считалось до сих пор, но и от достаточной обеспеченности растений микро- и ультрамикроэлементами, в том числе и радиоактивными элементами, которые необходимы растениям в ничтожно малых количествах.

Правда, современная теория и практика применения удобрений еще недостаточно считается с указанным положением, но это часто влечет за собой огромные ненужные хозяйственные затраты, без получения от них надлежащего эффекта; применяются высокие дозы азотных, фосфорных и калийных удобрений в то время, когда в почвах для получения высоких и устойчивых урожаев недостает малых количеств отдельных микроэлементов. Повидимому, это положение особенно будет иметь место на почвах с повышенным плодородием, для высокотребовательных культур, как овощные и некоторые другие растения.

В подобных случаях вносимые удобрения дают пониженное действие до тех пор, пока в почвах не будет пополнен недостаток микроэлементов или за счет внесения органических удобрений, которые, кроме N, P, K, содержат все необходимые растениям элементы, или за счет перехода их в хорошо усвояемое состояние под влиянием биохимических, биологических и других процессов почвы.

Недостаток в почвах микро- и ультрамикроэлементов пополняется за счет содержания их в качестве примесей в некоторых минеральных удобрениях, например, по исследованиям В. К. Русакова, в 49 образцах фосфоритов Западной области количество радиоактивных элементов составляло $30 \cdot 10^{-4}$ %. урановых единиц.

По данным Е. Бурксера и других в соликамских калийных солях содержатся следующие количества тория и радия (табл. 14).

Кроме того, почвы, по сравнению с потребностью растений, содержат довольно высокие количества микро- и ультрамикроэлементов, например, если учесть потребность растений в радии и те количества радия, которые содержатся в почвах, то получим следующую картину. В почвах количество радия содержится около $1 \cdot 10^{-10}$ %; на одном гектаре пахотного и подпахотного слоев это будет составлять около $6 \cdot 10^{-3}$ г радия (принимая вес пахотного слоя равным $6{,}10^{6}$ кг.) Ежегодный же вынос радия из почвы высокими урожаями (100 т сухого вещества с 1 га) будет составлять $1 \cdot 10^{-6}$ г с 1 га, принимая ориентировочно содержание радия в растениях

$1 \cdot 10^{-12}$ %. Таким образом содержание радия в почвах превышает потребность растений в 3000 раз.

Таблица 14

Содержание тория и радия в соликамских калийных солях

Название минералов	Содерж. тория в 1 г исх. веществ	Содерж. радия в 1 г исходного вещества	
		кисл. раств.	водн. раств.
1. Сильвинит белый .	$2{,}4 \cdot 10^{-5}$	$4{,}11 \cdot 10^{-14}$	$3{,}92 \cdot 10^{-14}$
2. Сильвинит голубой	$0{,}4 \cdot 10^{-5}$	$3{,}63 \cdot 10^{-14}$	$3{,}84 \cdot 10^{-14}$
3. Карналит	$0{,}5 \cdot 10^{-5}$	$4{,}8 \cdot 10^{-14}$	—

Следовательно, при внесении в почву радий не всегда будет положительно влиять на развитие растений, несмотря на то, что он им необходим. Но нам до сих пор неизвестно, какое количество радия доступно растениям. В свою очередь действие радия и других радиоактивных элементов в сильной степени будет зависеть от вида растений, сроков и способов внесения, применения сопутствующих удобрений и др., что прежние исследователи не учитывали при проведении опытов и применении радиоактивных удобрений. В этом и заключается их основная ошибка.

Источником радиоактивных элементов могут служить отходы радиевых заводов. Но в данном вопросе нужно отбросить прежний, глубоко укоренившийся, неправильный взгляд, что раз радиоактивных и других микро- и ультрамикроэлементов в живых организмах мало, то они им и не нужны.

Перед нами возникает другой очень важный вопрос, почему же раньше и даже очень часто теперь ряду исследователей удается выращивать нормальные растения на дистиллированной воде, при внесении так называемых классических питательных смесей, в состав которых входят только семь элементов: N, P, K, Ca, Mg, S, Fe. И особенно хорошие результаты получаются тогда, когда к полной питательной смеси вносятся дополнительно бор и марганец.

Ответы на эти вопросы, прежде всего, заключаются в следующем.

1. Вносимые питательные соли недостаточно чисты. Обычно они бывают сильно загрязнены микро- и ультрамикроэлементами, что часто исследователями не принимается во внимание. Например: по специальному заказу в 1937 г. для нас были изготовлены соли, входящие в состав питательной смеси Гельригеля. Качество изготовленных солей ($Ca(NO_3)_2$; KH_2PO_4; KCl; $MgSO_4$) было исключительно высоким по сравнению с химически чистыми солями и Кольбаумовскими реактивами. Спектральный же анализ, произведенный проф. Боровиком (Акад. Наук СССР), показал, что и эти ультрачистые питательные соли все же содержали в виде примесей около 28 химических элементов, кроме галоидов, — цирконий, стронций, титан, марганец, никель, свинец и др. Количество отдельных элементов в солях достигает 10^{-3}—10^{-50} %. В обыкновенных чистых химических солях эти количества в несколько раз больше.

2. Дистиллированная вода, применяемая для водных культур, недостаточно чиста, например, в 1938 г. нами было проверено качество дистиллированной воды из двух перегонных кубов. Для этого в кварциевых чашках со всеми предосторожностями выпаривалось по 35 л дистиллированной воды, после чего осадки взвешивались и проверялись

спектральным анализом. Получились такие результаты: сухой вес выпаренных осадков равняется 0,1—1,1 мг на один литр дистиллированной воды. В осадках содержались следующие 18 химических элементов: Ag, Cu, Zn, Ni, Sn, Pb, Mo, Cr, Na, Sr, Ca, Mg, Ae, Fe, Mn, Ti. Содержание галоидов в солях и в осадках дистиллированной воды не определялось.

Сельскохозяйственная
Академия им. Тимирязева
г. Москва

Поступило
13.XII.1939

ЛИТЕРАТУРА

1. Астон Ф. А., Изотопы, Ленинград, 1924.
2. Бобко Е. В., Журн. «Химизация соцземледелия», № 3, 1935.
3. Бобко Е. В., Журн. «Советская ботаника», № 3, 1937.
4. Белоусов М. А., Работы Агрохимсектора ЦИНС, в. 8, 1932.
5. Бурксер Е. и др., Калий, № 3, 1932.
6 Бруновский К., Труды Биогеохим. лабор. Акад. Наук СССР., т. II, 1932.
7. Бруновский К. и Кунашева К., Журн. «Природа», № 5, 1932.
8. Вернадский В. И., Очерк геохимии, 1934.
9. Вернадский В. И., ДАН СССР, № 2, 1929.
10. Вернадский В. И., Журн. «Природа», № 5, 1932.
11. Вернадский В. И., Проблемы биогеохимии, М., 1935.
12. Виноградов А. П., Труды Биогеохим. лабор. Академии Наук СССР, т. III, 1935.
13. Дробков А. А., ДАН СССР, № 4, т. XVII, 1937.
14. Дробков А. А., ДАН СССР, № 5, т. XVII, 1937.
15. Дробков А. А., Труды Биогеохим. лаборатории Акад. Наук СССР, т. 5, 1939.
16. Зенюк А., Медные удобрения под зерновые культуры на осушенных болотах, Изд. Всесоюзн. Акад. с.-х. наук им. В. И. Ленина, 1937.
17. Кольцов А. В., Записки Ленингр. с.-х. ин-та, т. II, 1925.
18. Кольцов А., Записки Ленингр. с.-х. и-та, т. III, 1926.
19. Кольцов А., Научно-агрономичес. журн., № 5—6, 1929.
20. Красюк А. А. и Б. А., Журн. «Почвоведение», № 4, 1932.
21. Кунашева К. Г., Журн. «Природа», № 11, 1932.
22. Ормонт Б. Ф., Химия и строение материи, Ленинград, 1934.
23. Прянишников Д. Н., Агрохимия, 1937.
24. Русаков В. К., ДАН СССР, № 10, 1931.
25. Рэссель Э., Почвенные условия и рост растений, Сельхозгиз, 1931.
26. Садиков В. С., Курс биолог. химии, Ленинград, 1935.
27. Скобельцин Д. В., Космические лучи, Ленинград, 1936.
28. Смирнов А. И., Труды Госуд. ин-та табаков., вып. 70, 1930.
29. Тимирязев К. А., Историческ. метод в биологии, М., 1922.
30. Тимирязев К. А., Жизнь растений, Сельхозгиз, 1936.
31. Успенский Е. Е., Журн. опытной агроном., т. XVI, 1915.
32. Ферсман А. Е., Геохимия, т. I, 1933; т. II, 1934; т. III, 1937.
33. Хализев А. А. Химические стимулянты, Сельхозгиз, 1934.
34. Чедвиг Д., Радиоактивность и радиоактивные вещества, Ленинград, 1935.
35. Becquerel H., Comptes rendus, XXXIII, p. 712, 1903.
36. Burqser E., Biochem. Zeitschrift, 181, S. 145, 1927.
37. Cann A., Biochem. Zentralblatt, 11, S. 777, 1911.
38. Ciesel F., Stuttgart, S. 19, 1902.
39. Cuilleminof, Arch. d'électr. méd., S. 592, 1907.
40. Congdon E., Aus d. Sitz. d. K. Akad. der Wissen., Bd. CXX, Ab. II, 1911.
41. Dauphin J., Comptes rendus, 138, 1904.
42. Fabre G., Comptes rendus de soc. de Biolog., № 11, 1911.
43. Gager C., Amerik. Naturalist, № 504, v. XLII, 766, № 504, 1908.
44. Hoagland D., The American Fertilizer, 21, 1928.
45. Holmes A., «Nature», № 2948, T. 117, S. 620, .1926.
46. Koernicke M., Berichte der Deutschen Bot. Gesellschaft, № 8, 1904.
47. Langworthy C., Science, v. 60, p. 405, 1924.
48. Lipman G., The Americ. Fertilizer, № 1, 1929.
49. Lepape A. et Trannoy R., Annal. Agronom., 3, p. 319, 1934.
50. Miller L., The Amer. Fertilizer, № 1, 1928.
51. Mochargue I., Jour. of the Amer. Soc. of Agricult., № 8, 1930.
52. Matout, Comptes rendus, XXXIII, 1903.
53. Molisch H., Aus den Sitzungsbericht. der Kaiserl. Akadem. der Wissenschaft. in Wien, Bd CLXXI, Ab. I, 1912.
54. Molisch H., Aus den Sitzungs. der Kaiserl. Akad. der Wissenschaf. in Wien, B. CXX, Ab. II, 1911.
55. Molisch H., Aus der Sitz. d. K. Akad. d. Wien, B. CXXI. Ab. I, 1912.

56. Malpeaux L., La vie agricole et rurale, № 9, Paris, 1913.
57. Nodon A., Comptes rendus, 178, p. 487, 1924.
58. Nodon A., Comptes rendus, 187, p. 725.
59. Pilz F., Zeitschr. für d. Landwirt. Versuchswes. in Österreich., II, 8/9, 1916.
60. Stoklasa S., Biochemische Zeitschr., № 108, S. 109, 1920.
61. Stoklasa S., Biologie des Radiums und der radioaktiven Elemente, 1931.
62. Stiasny G., Radiolarien der Adria, Sitz. d. Mathem. Naturwissen. Klasse, B. CXII, H. I—V, 1911.
63. Schwarz G., Berliner Klinische Wochenschrift, № 14, 1911.
64. Schwarz, Arch. f. Physiologie, 1903.
65. Tomassina, Comptes rendus, 139, p. 728, 1904.
66. Zwaardemaker H., Ergebnisse Physiol., № 19, 1921.

A. A. DROBKOV. INFLUENCE OF RADIOACTIVE ELEMENTS ON THE YIELD OF PLANTS

SUMMARY

Investigations of the influence of radioactive elements on the yield and qualities of plants have been carried out in D. N. Prianishnikov's laboratory from 1932.

From 1936 this work has been carried out in collaboration with the laboratory of Biogeochemistry of the Academy of Sciences of the USSR.

Our investigations have shown that an addition to the normal nutritive mixture in conditions of water cultures of very small quantities of radium, uranium, thorium and actinium leads to a considerable increase of the yield of peas, flax and lucerne.

A following regularity has been established in the consumption of radium and uranium by plants: with the increase of radium and uranium concentration in the nutritive mixture, their content in plants also increase. The coefficient of consumption is however different at different concentrations. Radium and uranium usually are relatively better consumed from those solutions in which they are present in the lowest concentrations.

The investigations have shown that radium enters the plant during the whole vegetation period, but the most intensive consumption of radium by plants takes place at the stages of flowering and ripening.

The positive action of radioactive elements manifests itself chiefly in an increase of the number of seeds and an acceleration of ripening. Radium, uranium and thorium are usually contained in soils in relatively high quantities, as compared with the requirements of plants, but there are also soils which leads to with the addition of radium, uranium and thorium an increase of the yield. Our vegetation experiments, performed with an argillaceous soil of a moderately podzoled condition, taken from the experimental field of Timiriaseff's Agricultural Academy have shown that an addition of 10^{-10} — 10^{-8} gr of radium, 10^{-2} gr of uranium, and 10^{-3} gr of thorium per 5 kg of soil per flower-pot leads to a considerable increase of the yield of cucumbers, to the acceleration of their ripening and to the increase of their sugar content. Positive results have been also obtained in sand cultures of the carrot.

Our investigations have shown that radioactive elements are just as necessary for normal development of plant as are the other nutritive elements,— nitrogen, phosphorus, kalium, boron, manganese etc., but that they are required in much smaller quantities, even as compared with other microelements.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1940
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

А. Я. КУЗЬМИН

ВОСПИТАНИЕ СЕЯНЦЕВ ВИНОГРАДА

(*Представлено академиком* **А. А. Рихтером**)

Человек может и должен создавать новые формы растений лучше природы (И. В. Мичурин)

Развитие культуры винограда севернее общепринятой границы виноградарства обязано И. В. Мичурину, который создал ряд хозяйственно-ценных сортов и главное дал методику селекционной работы по созданию новых сортов.

В своих работах И. В. Мичурин пишет, что для успешного развития культуры винограда в наших условиях от нового сорта «кроме выносливости к зимним морозам, от винограда требуется еще более позднее начало цветения, ввиду весенних утренних заморозков, и более раннего созревания ягод, ввиду ранних в начале осени заморозков. Все это в целом ставит на разрешение трудную задачу — сокращение срока вегетации винограда» [8].

В настоящей статье нам хочется поделиться с читателями теми теоретическими предпосылками (рабочей гипотезой) и практическими результатами работы, которые получены на основе методики И. В. Мичурина и теории стадийного развития акад. Т. Д. Лысенко по воспитанию сеянцев винограда и получению плодоношения их на 3—4-й год роста от посева семян, а цветение растений с мужскими цветами на 2-й год их роста.

И. В. Мичурин, указывая на необходимость создания новых сортов винограда с укороченным сроком вегетации, одновременно отмечает и трудности этой работы. Успешное решение этого вопроса возможно при половой отдаленной гибридизации и последующем направленном воспитании гибридных растений.

И. В. Мичурин постоянно указывал, что наиболее пластичными растениями, в смысле направленного воспитания, являются гибриды, полученные от скрещивания «дальних по месту родины между собой производителей» [8].

И. В. Мичурин первый достойно оценил высокие качества и свойства дикорастущих форм растений Дальне-Восточного края для селекционной работы и отметил исключительную ценность Амурского дикого винограда (Vitis Amurensis Rupr.) при создании зимостойких и наиболее полно приспособленных сортов винограда для нового района промышленной культуры виноградарства. Так, от скрещивания европейского и американского винограда с Амурским диким им был получен ряд сортов, как Арктик, Буйтур, Коринка Мичурина, Колхозный, Русский Конкорд и др.

Проводя селекционную работу с культурой винограда и придерживаясь прямых указаний И. В. Мичурина, мы считаем, что производить гибридизацию отдаленных форм, дублирующую комбинации скрещиваний, проведенные И. В. Мичуриным, нецелеообразно, так как «самым сущест-

венно важным в деле выведения новых сортов плодовых растений нужно считать третий способ — способ повторного скрещивания гибридов с лучшими культурными (и иностранными) сортами» [8].

Давая оценку своим сортам винограда, И. В. Мичурин указывал, что им «предстоит в будущем сыграть очень важную роль производителей выносливых в наших местах винограда».

Эти указания Ивана Владимировича Мичурина были положены в основу селекционной работы, а его сорта широко использованы в скрещиваниях. Производя гибридизацию лучших сортов винограда, селекции И. В. Мичурина, с рядом наиболее рано созревающих сортов, произрастающих в Нахичеванской республике, как Халили, Езандари, в Крыму — Мускат венгерский, Жемчуг Сабо и др., мы поставили перед собой задачу создания новых зимостойких и рано созревающих сортов винограда.

Получив гибридные семена от отдаленных скрещиваний, мы должны не просто вырастить растения, а воспитать сеянцы в нужном направлении.

Посев семян винограда некоторыми авторами рекомендуется производить непосредственно на участок без последующей пикировки всходов. Большинство селекционеров, как Негруль, Бернер, Гусфельд, Кобель и пр., рекомендуют производить посев семян в теплицах или парниках с последующей пикировкой всходов на постоянное место. «В условиях средней и северной полосы для ускорения выращивания сеянцев лучше с ранней весны, — рекомендует А. М. Негруль, — производить посев в теплицах и теплых парниках, а затем пикировать сеянцы на место» [2].

Как ни заманчиво предложение увеличить продолжительность вегетации сеянца в перый год его роста, мы полностью отрицаем это предложение и считаем его вредным для будущих сортов. «Было замечено, сверх ожидания, — пишет И. В. Мичурин, — что некоторые из сеянцев, взошедшие из зерна позднее других, именно не позднее начала июля, успевали закончить рост и вызреть еще ранее, чем взошедшие в середине или в начале мая» [8].

В разъяснение этого на первый взгляд парадоксального явления И. В. Мичурин высказывает следующую гипотезу: «В данном случае мы говорим лишь о более быстром темпе построения клетчатки поздних всходов июльского времени под влиянием большей суммы тепла сравнительно с получением меньшей суммы тепла ранними всходами в мае, что дает более медленный темп развития процесса роста. Вот такой ускоренный темп строения организма в самой ранней стадии развития гибридов, происшедших от дальних между собой по месту родины растений-производителей, иногда закрепляется и остается без изменения при дальнейшем существовании этих растений. Таким образом и появляются сорта растений с укороченным сроком вегетации, что имеет чрезвычайно важное значение при продвижении культурных южных растений к северу, как, например, винограда, абрикосов, персика и т. п.» [8].

Наличие в культуре большого количества сортов с разными сроками созревания урожая и продолжительностью вегетационного периода подтверждает гипотезу, высказанную И. В. Мичуриным. Формирование сортов проходило в различных почвенно-климатических условиях, что и создало соответствующую приспособленность растения.

Исходя из указания о необходимости и путях сокращения срока вегетации у новых сортов винограда, посев гибридных семян, полученных от скрещивания лучших мичуринских сортов с лучшими скороспелыми сортами европейского происхождения, производился с таким расчетом, чтобы появление всходов было не ранее половины июня, но и не позднее начала июля.

Для того, чтобы обеспечить дружное и своевременное появление всходов, производилась следующая подготовка семян к посеву: семена, выбранные из ягоды винограда, промывались в воде и слегка подсушивались, после чего хранились в помещении с температурой воздуха около

14—18° С. В январе семена намачивались, потом смешивались с влажным песком и выносились в помещение с температурой, близкой к нулю, но все время положительной.

Посев семян производился в конце мая или в начале июня. На посевном участке, с хорошо обработанной почвой, устанавливались парниковые обвязки. После посева семян на парниковые обвязки накладывались парниковые рамы. Такое укрытие способствовало лучшему сохранению влаги в верхнем слое почвы, значительному повышению температуры воздуха в парнике и лучшему прогреванию почвы. Как только начинали появляться всходы винограда, парниковые рамы удалялись и в дальнейшем сеянцы выращивались без накрывания.

Наш опыт работы, а также результаты работы Одесского научно-исследовательского ин-та виноградарства [4] показали, что сеянцы винограда очень сильно реагируют на пикировку, которая ослабляет силу роста и степень развития растений. Поэтому посев семян винограда производился с таким расчетом, чтобы в дальнейшем отпадала потребность в пикировке всходов. В течение вегетационного периода производился тщательный уход за всходами, регулярная поливка, прополка, рыхление почвы и т. д.

При таких условиях выращивания сеянцы винограда в первый год роста имеют прирост до 1 м и более, а лоза отдельных сеянцев вызревала до 40 см и более.

Осенью, когда заморозки убивали листву и невызревшую часть лозы сеянцев, производилась выкопка их и глубокая прикопка на зиму с обязательным утеплением сверху. Наши работы показали, что неглубокая прикопка или отсутствие утепления прикопанных сеянцев сверху ведет к значительному проценту гибели растений в течение зимы. Многим может показаться, что вымерзшие сеянцы во время зимовки являются такими растениями, которые и в дальнейшем будут незимостойкими. Поэтому вымерзание сеянцев в первую же зимовку является как бы желательным отбором, освобождающим селекционеров и опытников в самом начале селекционной работы от незимостойких растений. Однако это совершенно не так. Нам неоднократно приходилось отмечать вымерзание сеянцев Амурского дикого винограда, зимостойкость которого общепризнана, если они в течение зимы не были защищены от морозов.

Весною следующего года производилась посадка сеянцев на постоянное место на расстоянии 0,5 м между растениями и 1,5 м между рядами. При посадке сеянцев на постоянное место обращалось особое внимание на сохранение всего вызревшего и хорошо перезимовавшего прироста растения. Если вызревшая и перезимовавшая лоза сеянца была значительной длины, то посадка таких растений производилась или в более глубокие канавки или они сажались наклонно, но во всех случаях над поверхностью почвы оставлялось не более 2 здоровых глазков.

В течение вегетационного периода удалялись все побеги, кроме одного или двух верхних, а также своевременно удалялись и все посыпки. Так же, как и в первый год развития сеянцев, основной побег их до конца вегетации не подрезался. После значительных осенних заморозков удалялась только подмерзшая часть лозы, а вся вызревшая лоза тщательно сохранялась.

Весною третьего года роста на сеянцах удалялись все почки за исключением одной или двух верхних. Из этих почек развиваются мощные лозы, на которых и формируются цветочные почки. В остальном уход за сеянцами ничем не отличается от ухода в предыдущем году их роста.

Весною четвертого года роста сеянцы, в целях создания наилучших условий для формирования качества урожая, катавлачились. Если же сеянцы выращивались с момента посева семян без пересадки или если сеянцы имели очень длинную, хорошо вызревшую лозу (что бывает у пересаженных сеянцев обычно к концу третьего года роста), то такие сеянцы катавлачились на третий год их роста весною.

Изложенные нами приемы воспитания сеянцев винограда направлены к тому, чтобы ускорить вступление их в пору плодоношения.

Вопрос ускорения начала плодоношения сеянцев не является новым. Им занимаются наверное немногим меньше, чем селекцией этих растений, и до сих пор к нему подходят с различных точек зрения и сообщают разноречивые данные.

Единственно, на чем сходятся указания многих авторов (Гоголь-Яновский, 1928; Потебня и Скробишевский, 1905; Таиров, 1934; Кузнецов, 1937; Мержаниан и Болгарев, 1933; Основы организации и методы селекции ВИРа и др.) — это на приеме ускорения плодоношения сеянцев путем прививки их к старым лозам.

Так, Гоголь-Яновский (1928) пишет: «Для ускорения суждения о внешнем виде и качестве винограда прибегают к прививке побегов еще молодых (2—3-летних) гибридов на старых лозах».

И. В. Мичурин, на основе многолетних наблюдений по вопросу об ускорении плодоношения сеянцев путем прививки, пришел к противоположным выводам. По данному вопросу он пишет, что «никакого ускорения начала плодоношения не было, напротив, наблюдалось, во-первых, замедление, а во-вторых, неизбежно являлось сильное ухудшение качества плодов несмотря на то, что в роли дерева-подвоя брались культурные, а не дикие виды деревьев. Прививка молодого гибрида в крону взрослого дерева ускоряет плодоношение гибрида лишь в тех случаях, когда сам гибрид по своему развитию уже вступил в близкую плодоношению пору» [8].

Одиночные случаи ускорения плодоношения привитых сеянцев винограда, особенно с трехлетних растений, близких к плодоношению по своему развитию, И. В. Мичуриным объяснены с исчерпывающей полнотой.

Второй прием «удаление точек роста в пределах верхнего яруса побегов в период массового цветения винограда» [13] в целях ускорения плодоношения, был применен на Среднеазиатской станции ВИРа в Тарнау и на Дагестанской ЗОС.

В результате применения этого приема удаления точек роста на станции ВИРа было получено плодоношение на 60 растениях, но автор статьи не указывает количества и возраста подопытных растений. Проведенные опыты в вегетационном домике на Дагестанской ЗОС с сеянцами в возрасте до 3 лет не дали плодоношения, а в полевых условиях из 131 растения, подвергнутого обрезке, плодоношение было только на 1 растении трехлетнего возраста и на 1 растении пятилетнего возраста. Грозди в обоих случаях были очень маленькие (с несколькими ягодами) [17].

Полученные результаты как положительные, так и отрицательные, очень легко объясняются с позиции мичуринского учения: если растения прошли необходимые стадии развития и подготовились к плодоношению в следующем году, то применяемая прищипка точек роста обеспечивает возможность «преждевременного получения в предыдущем году урожая будущего года» [13], если же эти стадии развития не пройдены, то прищипка точек роста не может обеспечить плодоношения сеянца.

«В настоящий момент, — пишет А. М. Негруль, — всеми селекционными станциями, работающими с виноградом, ведутся исследования по разработке метода ускорения прохождения стадий развития сеянцев» [2].

Современная литература по селекции винограда в подавляющем своем большинстве вопросу воспитания сеянцев не уделяет внимания, считая, что воспитание сеянцев по существу ничем не отличается от обычного выращивания сортового посадочного материала винограда.

Остановимся на одном из вопросов воспитания сеянцев, на их подрезке. В руководствах по виноградарству уделяется достаточно внимания системе подрезки сеянцев от посева семян и до плодоношения. Так, А. М. Негруль пишет, что «обрезку сеянцев следует вести так, чтобы в первый год рос только один побег. На второй приступить к формирова-

нию штамба, оставив расти 2—4 побега. На третий год желательна длинная подрезка»]2].

Примерно то же записано и в постановлении IX пленума секции плодоовощных культур ВАСХНИЛа, состоявшегося 3—8 июля 1938 г. в г. Анапе: «Для ускорения вступления сеянцев в плодоношение обрезку сеянцев следует производить длинную» [11].

Из приведенного видно, что в части подрезки сеянцев к ним подходят так же, как и по отношению к сортам, когда ставится задача создать мощное растение для длительного плодоношения.

Поэтому мы при воспитании сеянцев винограда полностью отказались от подрезки растений, за исключением удаления всех подмерзших и не перезимовавших частей лозы и удаления всех почек, кроме двух верхних.

В данном случае мы придерживались прямых указаний И. В. Мичурина по селекции винограда и теории стадийного развития растений, разработанной акад. Т. Д. Лысенко. «Для достижения возможно раннего вступления лоз в пору плодоношения, — пишет И. В. Мичурин,— нужно стараться выращивать возможно более сильные лозы, оставляя расти не более двух побегов на каждом экземпляре. Остальные побеги от корневой шейки нужно своевременно прищипывать еще при начале их развития, причем рост главной лозы должен быть не менее 6 аршин, вследствие чего побег продолжения не следует прищипывать; его, напротив, надо оберегать от всякого повреждения до осени» [8].

Акад. Т. Д. Лысенко пишет, что «во время прохождения растением или отдельными его частями стадии яровизации или других стадий развития, изменения происходят только в клетках точек роста стеблей. Изменения, происшедшие в клетках точек роста путем деления клеток, передаются вновь образующимся клеткам... Целый ряд наблюдений, а также специально поставленных опытов показывают, что стадийные изменения локализованы в тех клетках, в которых они произошли. Они могут передаваться только вновь образовавшимся из них клеткам, т. е. эти изменения передаются только от материнских клеток дочерним...»

«По длине стебля клетки ткани могут обладать различными, в смысле стадийности, качествами. Разные участки ткани стебля могут находиться на разных стадиях развития [6]. Ткани нижней части стебля обладают более молодой стадией развития, чем вышележащие участки».

В целях подтверждения этих выводов приводятся чрезвычайно убедительные примеры с черенками сои и хлопчатника, давшие быстрое цветение всех черенков, выросших выше точки прикрепления первого бутона, и наоборот, чем ниже расположена та часть, где срезан черенок по отношению к месту прикрепления первого бутона, тем больше запаздывает его цветение.

То же самое явление имеем и с сеянцами винограда, у которых при систематической подрезке или слабом вызревании лозы и обмерзании ее происходит удаление наиболее стадийно старых частей лозы, т. е. растение многократно возвращается к стадийно молодому его состоянию, вследствие чего и начало плодоношения оттягивается на значительное время, иногда до 10 лет и более.

Вот почему И. В. Мичурин в своих трудах указывает на необходимость выращивания и сохранение наиболее длинных лоз сеянцев винограда. Вот почему нами, исходя из методики И. В. Мичурина и теории стадийного развития растения акад. Т. Д. Лысенко, совершенно не применяется подрезка и формирование сеянцев до вступления их в пору плодоношения. Вступившие же сеянцы в плодоношение обязательно должны подрезаться в соответствии с почвенно-климатическими условиями и биологическими особенностями растения.

Если воспитание сеянцев проводится в соответствии с указанными

выше приемами, т. е. без пересадки и подрезки и вымерзания основного побега, то за 2—3 года роста они успевают пройти необходимые стадийные изменения для вступления в пору плодоношения и лоза достигает большой длины. Проводимая подвязка сеянцев весною следующего года к колу в вертикальном положении ставит первое плодоношение их в очень невыгодное положение в части использования приземного климата, имеющего наиболее благоприятные микроклиматические условия. Подвязка же сеянцев в горизонтальном положении невозможна в силу частой посадки их. Кроме того, при обоих приемах подвязки сеянцы находятся в невыгодном положении для формирования качеств урожая, в силу значительной протяженности лозы.

Начиная с третьего или четвертого года роста сеянцев, в целях создания наиболее благоприятных условий для формирования качества урожая, к ним применяется катавлак, который состоит в том, что лоза сеянца вместе с корневой шейкой укладывается в откопанные канавы, а на поверхность почвы выводится только верхушка побега с 3—4 хорошо сформированными и перезимовавшими почками.

Применение данного агроприема к молодым сеянцам винограда ставит их в наиболее благоприятные условия формирования величины и качества урожая. Так, на всем протяжении засыпанной лозы через 50—60 дней роста образуется большая масса дополнительной корневой системы, расположенной в рыхлом слое почвы, в результате чего более полно используются питательные запасы почвы.

Оставляемые над поверхностью земли 3—4 почки, дающие начало росту побегов и несущие на себе урожай, находятся в наиболее благоприятных условиях в отношении использования приземного климата. В результате применения катавлака очень сильно сокращается надземная длина лозы, подвергающаяся всевозможным действиям окружающих условий и затрудняющая передвижение питательных веществ. Практически ценные результаты, получаемые при проведении сплошного катавлака на старых промышленных виноградниках, подтверждены практикой колхозов и совхозов.

В специально проведенных Магарачской станцией НКПП СССР опытах по применению катавлака при омоложении и реконструкции виноградников были получены следующие интересные данные.

1. «При проведении сплошного катавлака получается высокий урожай винограда в первый же год после проведения катавлака [16].

2. Хороший рост (выше среднего) катавлаченных кустов обеспечил большой средний вес грозди, который был больше на 62,5% среднего веса контрольных кустов.

3. «Кроме того был отмечен интересный факт почти полного отсутствия оидиума на катавлаченных кустах, при наличии поражения оидиумом рядом расположенных кустов, оставленных без катавлака» [15].

Из приводимой В. Н. Чигриным таблицы видно, что размер ягоды на катавлаченных кустах на 88,1% более, чем на некатавлаченных растениях. При учете производственного опыта в совхозах Крыма отмечается, что «сплошной катавлак, даже произведенный несовершенным методом «в ямки», дал сильное увеличение жизненной силы, выражающееся в гораздо лучшем приросте», и что «урожайность участков после реконструкции возрастает в значительной степени против урожайности до реконструкции [1].

Из приведенной оценки агроприема катавлака в производственных условиях вытекает с совершенной очевидностью его исключительно благотворное влияние на формирование качеств урожая молодых гибридных сеянцев винограда. Значение катавлака, применяемого повторно к сеянцам, увеличивается в еще большей степени, если мы будем иметь в виду следующее указание И. В. Мичурина и других селекционеров, что «ягоды первого плодоношения обыкновенно не достигают того объ-

ема и численности, до которых могут дойти впоследствии». «Тщательной селекцией (отбором) черенков, повторением отводки лучших частей лозы сравнительно короткой обрезкой и посадкой на лучшую почву следует способствовать развитию лучших качеств».

Проводимая нами селекционная работа с виноградом в соответствии с вышеизложенными приемами воспитания сеянцев позволила получить следующее:

1. Второе поколение гибрида Шассла × Рупестрис дю Ло.

Семена были получены из Одесского научно-исследовательского ин-та виноградарства весною 1933 г. и посеяны в открытый грунт. К концу вегетации сеянцы имели очень слабый прирост и имели совершенно зеленую или очень небольшую часть вызревшей лозы.

После выкопки сеянцев и прикопки их в посевных ящиках они в течение зимы хранились при температуре воздуха около 0°. За время зимовки большинство растений оказалось погибшими.

Весной 1934 г. растения были высажены в школку. Осенью они имели хороший прирост и различную степень вызревшей лозы. При осенней выкопке растений из школки часть из них осталась на месте, а большая часть весною 1935 г. посажена на постоянное место.

Первое плодоношение сеянцев было в 1936 г. на растениях, оставшихся в школке без выкопки. В следующем 1937 г. плодоносили сеянцы, имевшие две пересадки.

Из данной семьи в количестве 1510 растений выделен кандидатом в элиту один сеянец.

2. Второе поколение Русского Конкорда.

Весною 1934 г. были посеяны семена, полученные от свободного опыления Русского Конкорда, имеющего функционально женские цветы. В первый же год роста растения имели хороший прирост и вызревание лозы. Осенью сеянцы были выкопаны (оставлена на месте лишь небольшая часть растений).

Весною 1935 г. выкопанные растения были посажены на постоянное место. Первое цветение оставленных без пересадки растений было на второй год их роста, т. е. весною 1935 г. (два сеянца с мужскими цветами). В 1936 г. растения, оставленные без пересадки, пришли с первым плодоношением, тогда как пересаженные растения с первым плодоношением были лишь в следующем 1937 г.

Из семьи сеянцев второго поколения Русского Конкорда в количестве 459 растений выделен кандидатом в элиту 1 сеянец.

3. В 1935 г. были посеяны семена винограда прямого скрещивания Чауш × Рупестрис дю Ло, второе поколение гибридов Оберлена 595, 604 и 605, Кудерк 4401, 299-35, Рислинг самоопыления и др., полученные от В. В. Зотова из Одесского научно-исследовательского ин-та виноградарства. Все растения после первого года их роста были пересажены на постоянное место.

Первое плодоношение сеянцев этих комбинаций скрещивания началось в 1938 г., т. е. на 4-й год их роста от посева семян, тогда как, по данным Циглера, сеянцы Рислинга самоопыления вступили в первое плодоношение на пятый год.

Одно растение из семьи Чауш × Рупестрис дю Ло с признаками Чауша выделено кандидатом в элиту.

Сеянцы всех комбинаций скрещивания, выращенные нами, начиная с 1933 г. повреждавшиеся болезнями, имевшие слабый прирост и сильное обмерзание лозы, во время зимовки оставались без плодоношения до 1938 г. включительно.

Выводы

На основе учения И. В. Мичурина и теории стадийного развития акад. Т. Д. Лысенко, воспитание сеянцев винограда, с первого года их роста, следует проводить на высоком агротехническом фоне, при одной пересадке их на постоянное место. Подрезка лозы (основного побега продолжения) не применяется. На 3—4-й год роста сеянцы, в целях создания наиболее благоприятных условий для формирования качества урожая, необходимо катавлачить.

В результате такого воспитания сеянцы винограда начинают плодоносить на 3—4-й год роста, тогда как обычно виноград от посева семенами вступает в плодоношение на 5—8-й год и позже.

ЦГЛ им. Мичурина
г. Мичуринск, Тамбовской
области

Поступило
26. II. 1940

ЛИТЕРАТУРА

1. Благонравов П. П., Реконструкция виноградников, Пищепромиздат, 1939.
2. Бузин Н., Принц Я., Лазаревский М., Негруль А., Кац Я., Виноградарство, Сельхозгиз, 1931.
3. Гоголь-Яновский, Руководство по виноградарству, ГИЗ, 1928.
4. Зотов В. В., Методика селекції винограду в міжвидових схрещувань, 1936.
5. Кузнецов Б. Г., Виноградарство Азовско-Черноморского края, Азчериздат, 1937.
6. Лысенко Т. Д., акад., Теоретические основы яровизации, Сельхозгиз, 1935.
7. Мержаниан А. С. и Болгарев П. Т., Виноградарство, Сельхозгиз, 1933.
8. Мичурин И. В., Сочинения, т. I, Сельхозгиз, 1939.
9. Негруль А. М., Генетические основы селекции винограда, ВАСХНИЛ, 1936.
10. Основы организации и методы селекции, вып. 2, ВИР, 1934.
11. Пейтель, Отчет Дагестанской ЗОС, 1938.
12. Постановление IX пленума секции плодоовощных культур, ВАСХНИЛ, Анапа, 1938.
13. Потебня А. А. и Скробишевский В. Я., Руководство по виноградарству, С.-Петербург, 1905.
14. Сушков В. С., Два урожая винограда в один год, Сельхозгиз, 1937.
15. Таиров В. Е., Справочный словарь по виноградарству и переработке вина, Сельхозгиз, 1934.
16. Чигрин В. Н., Реконструкция виноградников путем проведения сплошного катавлака, Крым, 1937.
17. Чигрин В. Н., Как проводить укладку виноградника сплошным катавлаком. Крым, 1937.

A. J. KUZMIN. «TRAINING» OF GRAPE SEEDLINGS

SUMMARY

Taking the teachings of Michurin and Lysenko's theory of phasic development as a basis, we carried on experiments on the «training» of grape seedlings. We gave the seedlings the best of care from the very first, transplanting them from the flats, in which the seeds were sown direct to the field. The vines (main shoots) were not out back. When the seedlings are 3—4 years old, it is advisable to practize bush layering, in order to create the most favorable conditions for the production of high-quality grapes.

As a result of such «training», grape seedlings take only 3 or 4 years to come into fruiting, as compared with the 5—8 years or more usually required.

Michurin Central Laboratory of Genetics
of Fruit and Berry Crops,
Michurinsk, Tambov Region, U. S. S. R.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1940
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отд. биол. наук Classe des sciences biologiques

РЕЗОЛЮЦИИ,

принятые на Совещании по вирусным болезням растений, созванном Биологическим отделением Академии Наук СССР и Институтом микробиологии АН СССР

С 4 по 7 февраля 1940 г. в Москве состоялось Всесоюзное совещание по вирусным болезням растений, на котором было заслушано свыше 30 докладов, касающихся природы фильтрующихся вирусов, а также вирусных болезней отдельных культур, в особенности хлебных злаков, хлопчатника, табака и помидора.

Совещание также заслушало доклады, посвященные методам изучения вирусных болезней растений, в особенности серологическому методу. Труды совещания по вирусным болезням растений в настоящее время находятся в печати. Совещание приняло целый ряд резолюций, с которыми Редакция считает необходимым познакомить читателя. Ниже приводятся резолюции, принятые совещанием.

I. По общим вопросам изучения природы вируса и вирусных болезней растений

Заслушав доклады М. С. Дунина, В. Л. Рыжкова, М. Н. Мейселя и М. И. Гольдина, совещание констатирует огромное общебиологическое и народнохозяйственное значение изучения вопросов природы фильтрующихся вирусов, которое выходит далеко за пределы значения их для медицины и фитопатологии.

Полвека тому назад, в 1890 г. русский ботаник Дмитрий Ивановский начал исследования, в результате которых вскоре им были сделаны открытия фундаментального значения. Ивановский открыл важнейшие свойства (фильтруемость) вирусов и вирусных болезней растений (кристаллические включения в клетках мозаичного табака).

Но эти замечательные исследования, открывшие совершенно новую область исследования и отчетливо наметившие новые возможности повышения урожайности важнейших с.-х. культур, не получили никакого развития в условиях царской России.

Только после Октябрьской Социалистической революции стало возможным систематическое изучение фитопатогенных вирусов, разработка и внедрение противовирусных мероприятий в массовую практику колхозов и совхозов.

Советские ученые, совместно с передовыми агрономами, колхозниками и работниками совхозов, выполнили ряд весьма ценных работ по изучению вирусных болезней растений и внедрению противовирусных мероприятий в табаководстве, хлопководстве, овощеводстве и в зерновом хозяйстве.

Наряду с этими работами совещание отмечает ценные методические исследования (Рыжков и Громыко, Шатова) в области получения чистых препаратов растительных вирусов и разработку иммуннобиологических методов экспертизы и диагностики вирусов и вирусных болезней растений (работы Дунина и Поповой, Герасимовой и Кудрявцевой, Мацулевич, Худына, Мамонтовой).

Капельный метод Дунина — Поповой позволяет в сотни раз ускорить и удешевить вирологическую экспертизу и диагностику и, главное, — выполнять эту работу не в единичных (как это было еще недавно), специально оборудованных лабораториях, а в тысячах колхозных лабораторий, или непосредственно в поле, силами рядовых агрономов и колхозников.

Полученные результаты открывают новые пути дальнейшего исследования, новые возможности борьбы с вирусными болезнями.

В число первоочередных и важнейших научно-производственных задач дальнейшей научно-производственной работы должны быть включены:

1. Изучение всех условий накопления вируса, механизма его действия и способа саморепродукции вируса на ряду с изучением вирусных белков и дальнейшими попытками фракционировать вирусные препараты.

2. Дальнейшее изучение вирусных болезней хлопчатника, пасленовых растений, свеклы и плодоягодных культур.

3. Выяснение условий и способов резервации (перезимовки) и распространения вируса столбура.

4. Внедрение в массовую практику и изучение хозяйственной эффективности практических противовирусных мероприятий в табаководстве, овощеводстве, картофелеводстве и особенно томатном хозяйстве.

5. Разработка мер борьбы с вирусными болезнями хлебных злаков и томатов.

6. Селекция на устойчивость к вирусным болезням важнейших культур социалистического земледелия (хлопок, хлебные злаки, томаты, табак, картофель).

7. Приспособление к новым объектам и дальнейшее усовершенствование доступных для массовой практики новых методов экспертизы и диагностики вирусных болезней растений (капельный метод Дунина — Поповой, вискозиметрический метод Дунина).

8. Скорейшее издание учебной и популярной литературы по вирусным болезням растений. Сохранение и увеличение тиража бюллетеня по вирусным болезням растений, издаваемого Сектором сети Академии Наук СССР совместно с лабораторией растительных вирусов ИНМИ. Создание постоянного отдела: «Вирусные болезни растений» в журнале «Вестник защиты растений».

9. Широкая популяризация (главным образом через печать, радио и кино) важнейших достижений и задач в области изучения вирусных болезней растений.

10. Работа по изучению природы фильтрующихся вирусов и вирусных болезней растений должна быть обеспечена оборудованием, стоящим на уровне современной техники. В числе этого оборудования в первую очередь должны быть упомянуты: создание специальных оранжерей, обеспечивающих чистоту вирологических опытов, сооружение ультрацентрифуги типа, применяемого Сведбергом и американскими исследователями вирусов, и приобретение или сооружение электронного микроскопа.

11. В целях установления единой номенклатуры при описании и изучении вирусов на различных культурах, совещание считает целесообразным принять обозначения вирусов, предложенные К. Смитсом.

Для широкого ознакомления всех работников в области изучения вирусных болезней просить Редакционно-издательский совет АН СССР опубликовать номенклатуру К. Смитса в ближайшее время в одном из изданий Академии.

12. Признать необходимым организовать комплексную работу химиков, физиков, биохимиков, физиологов растений, агрономов, медиков и фитопатологов для изучения природы фильтрующихся вирусов. Объединение такой работы является наиболее осуществимым для АН СССР, причем, как на одну из удобных форм для начала такой совместной работы, совещание предлагает создание при АН СССР постоянной комиссии по изучению фильтрующихся вирусов.

II. По докладам о вирусных болезнях злаков

Заслушав доклады тт. К. С. Сухова (ИНМИ АН СССР), В. К. Зажурило и Т. М. Ситниковой (Воронежская станция защиты растений), А. М. Вовка (ИНМИ АН СССР), С. Д. Гребенникова (Новосибирский с.-х. ин-т), В. А. Брызгаловой (Иркутская СТАЗРА), Ш. Ш. Хайруллина (Госсортучасток, Шилка, Читинская обл.), Л. Ф. Русакова (Госкомиссия по сортоиспытаниям), Н. А. Ряховского (Рамонск. сел. станция), И. В. Брояковского, С. У. Петруковича (Фаленский (Ахтырка, Ивановская опытная станция) Госсортучасток), совещание констатирует значительные успехи в изучении вирусных болезней злаков, достигнутые в СССР. За чрезвычайно короткий срок Вирусной лабораторией ИНМИ АН СССР выяснена этиология долгое время остававшегося загадочным закукливания, распространенного преимущественно в восточной части Союза, а Воронежской станцией защиты растений изучена этиология мозаичной болезни пшеницы, встречающейся в Средней черноземной полосе, на нижней Волге, в Харьковской, Сумской, Черниговской областях и на Северном Кавказе. Оба заболевания оказались вирусными и найдены насекомые, являющиеся переносчиками этих болезней. Закукливание изучено столь детально, что не представляет затруднения дифференциальная диагностика его. Особенно важным диагностическим признаком для закукливания являются белковые включения в клетках больных злаков. Для мозаики пшеницы характерно отсутствие этих включений, при наличии некроза флоэмы и задержки оттока крахмала из листьев.

Дальнейшая исследовательская работа в области изучения вирусных болезней злаков должна итти в направлении разработки практических мер борьбы на основе полученных результатов в предыдущих исследованиях.

Нахождение переносчиков облегчает работу селекционера, перед которым должна быть поставлена задача скорейшего получения устойчивых сортов злаков по отношению к вирусным болезням.

В селекционной работе должны быть учтены наметившиеся в 1939 г. в Омске в качестве относительно устойчивых к закукливанию сорта яровых пшениц Цезиум 0111, Смена 01021, Леукурум 05583, ячменя Nutans (Военно-груз. дорога). Особое внимание должно быть обращено на использование отдаленной гибридизации, в первую очередь пшенично-пырейных гибридов акад. Цицина, многие из которых оказались высоко устойчивыми к закукливанию.

Работами предыдущих лет прочно установлено, что агротехнические приемы могут быть мощным фактором, уменьшающим вредоносность вирусных заболеваний злаков. Должны быть поставлены опыты, которые конкретизировали бы нормы высева и сроки посева, а также другие агротехнические приемы применительно к конкретным районам, с наибольшим распространением вирусных болезней злаков.

Необходимо также в кратчайший срок выяснить природу других заболеваний злаков, подозрительных на вирусные, включив в работу такие культуры, как кукуруза и рис. Особое внимание должно быть обращено на разработку мер борьбы с насекомыми-

переносчиками вирусных болезней злаков, а также на выявление закономерностей в их развитии с целью получения прогнозов об интенсивности инфекции на следующий год. Наряду с разработкой мер борьбы необходима немедленная организация борьбы с вирусными болезнями растений на основе тех знаний, которыми мы уже располагаем в настоящий момент.

Из предлагаемых мероприятий по борьбе с закукливанием особо должны быть отмечены следующие.

1. Соблюдение правильного севооборота. Решительное искоренение практики посева овса по овсу, что ведет к накоплению цикадок и увеличению процента закукливания.

2. Соблюдение достаточно высокой нормы высева. Для обеспечения достаточной густоты стояния растений необходимо использование полноценного по всхожести материала, а также устранение других факторов, способствующих изреживанию посевов. Снижение заболевания дает также перекрестный способ посева.

3. Уничтожение таких сорняков, как пырей ползучий, щетинник, которые, поражаясь закукливанием, создают дополнительный резервуар вируса. Для этого необходимо коренным образом улучшить обработку паров и молодых залежей.

4. Уничтожение темной цикадки, которое следует проводить осенью сразу после уборки хлебов и весной на местах ее зимовки (до окрыления). Здесь может быть рекомендовано: а) лущение стерни немедленно после уборки с последующей глубокой зяблевой вспашкой; б) ранне-весенняя запашка межняков и обочин полей с сорной растительностью.

Указанные меры должны иметь в виду не только посевы овса, но также ячменя, пшеницы и ржи, так как эти культуры также могут поражаться закукливанием. В связи с данными о влиянии сроков и густоты посева, а также боронования посевов, глубины заделки семян и яровизации, совещание считает необходимым просить НКЗ СССР организовать в соответственных зонах с распространением закукливания проверку и уточнение оптимальных условий в отношении сроков посева, норм высева, боронования посевов, глубины заделки семян и яровизации, при учете передовой агротехники и конкретных условий данной области или района.

В виду того, что переносчиком мозаики пшеницы в Европейской части СССР является полосатая цикадка, зимующая в стадии яйца, вирус мозаики перезимовывает в растениях озимых культур, с которых переносится цикадками на яровые культуры. Поэтому основные мероприятия по борьбе с мозаикой пшеницы должны быть направлены на предохранение озимых культур, в особенности озимой пшеницы, от заражения их в осенний период.

В этих целях могут быть рекомендованы следующие меры борьбы.

1. Агротехнические мероприятия, направленные на уничтожение переносчика (лущение стерни, ранняя зяблевая вспашка, недопущение и удаление падалицы, борьба с злаковыми сорняками).

Перечисленные мероприятия в случае невозможности проведения на всей площади хозяйства в первую очередь должны быть проведены на участках, соседних с посевами озимых.

2. Из профилактических мероприятий, снижающих пораженность посевов мозаикой, следует рекомендовать: избегать пониженных норм высева, недопущение огрехов при посеве, а для яровых культур кроме того возможно ранние сроки посева.

Для улучшения работы по учету вирусных болезней совещание считает необходимым издание инструкции по учету закукливания и мозаики с приведением главных диагностических признаков этих болезней на различных культурах.

В связи с необходимостью проведения карантинных мероприятий совещание считает необходимым просить НКЗ СССР организовать обследование ареала распространения закукливания и мозаики пшеницы.

III. По докладам о вирусных болезнях хлопчатника

Заслушав доклады С. Н. Московца, Л. Х. Кара-Мурза, В. Л. Рыжкова и Ф. И. Ушкалова, совещание констатирует, что курчавость (скручивание листьев) хлопчатника является крайне вредоносным заболеванием, которое, несмотря на большую, проведенную с значительными результатами работу, еще нуждается в дальнейшем широком изучении. Как по морфологическим, анатомическим и физиологическим признакам, так и по эпидемиологии болезни (распространение ее тлями) она должна быть отнесена к вирусным.

Важнейшими задачами дальнейшего изучения болезни являются следующие.

1. Продолжение изучения эпифитологии болезни и выяснение удельного веса передачи ее семенами, сорняками и насекомыми-переносчиками, в связи с зимовкой вируса, миграцией насекомых-переносчиков и сроками заражения растений в полевых условиях.

2. Выяснение отношения заболевания, встречающегося в Азербайджане и Туркмении, к вирусным и подозрительным на вирусные заболеваниям хлопчатника, описанным в иностранной литературе и встречающимся у нас в Союзе, а также к аналогичным заболеваниям других культурных растений и сорняков.

3. Детальное анатомо-цитологическое и физиологическое исследование болезни, имеющее целью как более глубокое проникновение в природу болезни, так и в первую очередь усовершенствование методов диагностики болезни, особенно дифференциальной.

4. Форсирование работы по выведению сортов, устойчивых к вирусному заболеванию, так как максимальный успех в борьбе с болезнью может быть достигнут введением в производство вирусоустойчивых сортов.

5. Дальнейшее изучение и проверку в производственных условиях мер борьбы с вирусным заболеванием хлопчатника.

Одновременно с этим совещание рекомендует широко использовать в производстве уже разработанные и проверенные мероприятия по борьбе с этим заболеванием (вирусоустойчивые сорта, тщательную борьбу с насекомыми-переносчиками, уничтожение сорняков, раздельный сбор хлопка-сырца и др.). Совещание также считает необходимым организовать при АзНИХИ испытание на устойчивость против вируса всех перспективных сортов хлопчатника.

Совещание одобряет карантинные мероприятия, проводимые Сектором внешнего и внутреннего карантина растений, против вирусного заболевания, учитывая опасность занесения болезни в другие районы из Азербайджана и Туркмении с семенами больных растений. При этом совещание считает, что в практике карантинных мероприятий и профилактике должны быть учтены следующие обстоятельства.

1. Болезнь до сих пор не удалось передать соком с больных растений на здоровые, тем менее вероятна какая бы то ни была передача болезни хлопковой продукцией (кроме семян) без участия сосущего насекомого. Если принять это положение, то и гербарные растения хлопчатника, волокно и другие виды хлопковой продукции, а также растительные остатки хлопчатника могут представлять опасность лишь постольку, поскольку на них могут находиться насекомые-переносчики вирусного заболевания. Фумигация, убивающая насекомых, обезвреживает такой материал.

2. Семена хлопчатника с больных растений представляют опасность лишь в том случае, если они прорастут и дадут больные растения. Поэтому должна быть исключена всякая опасность не только использования их для посева, но и случайного их прорастания в районах, где болезнь не встречается.

В интересах успешного развития работы по изучению вирусных болезней хлопчатника необходимо проведение следующих организационных мероприятий.

1. Признать АзНИХИ центром изучения заболевания, что вытекает как из массового распространения заболевания в Азербайджане, так и из несомненных успехов, достигнутых коллективом работников АзНИХИ в деле изучения вирусного заболевания хлопчатника.

2. Изучение заболевания, встречающегося в Туркмении, необходимо организовать через СТАЗРА СоюзНИХИ.

В целях обеспечения своевременного и высококачественного выполнения вышеуказанного плана работ по изучению вируса хлопчатника совещание считает необходимым усилить эту работу соответствующими ассигнованиями и обеспечить АзНИХИ и СТАЗРА СоюзНИХИ новейшим лабораторным оборудованием и материалами.

3. Обеспечить со стороны центральных вирологических лабораторий Всесоюзного ин-та защиты растений и ин-та микробиологии Академии Наук СССР консультацию и помощь АзНИХИ и СоюзНИХИ и непосредственное участие в деле углубленной разработки отдельных тем и вопросов по вирусу хлопчатника.

4. Гарантировать полное сохранение кадров работников, уже ведущих работы по изучению вирусных заболеваний хлопчатника, за этой тематикой. Совещание подчеркивает особую опасность утери этих кадров, так как кадры специалистов-вирологов и тем более вирологов, знающих хлопчатник, совершенно недостаточны.

5. Обеспечить дальнейшую подготовку квалифицированных кадров путем прикрепления начинающих научных работников и студентов-практикантов к бригадам, занимающимся изучением вирусных болезней хлопчатника, а также организовать подготовку массовых кадров по вирусу хлопчатника на специальных курсах.

6. Обеспечить срочное опубликование работ по вирусным болезням хлопчатника и в первую очередь популярной литературы на русском и национальных языках.

7. Проводившиеся в 1938 и 1939 гг. полевые обследования египетского хлопчатника на выявление вирусного заболевания и определения его вредоносности необходимо в 1940 г. продолжить и распространить на посевы американских сортов как в поливных, так и в неполивных районах хлопководства.

IV. По докладам о вирусных болезнях табака и махорки

Заслушав доклады И. П. Худына и М. Ф. Терновского, Всесоюзное совещание по вирусным болезням растений отмечает большую работу, проведенную Всесоюзным ин-том табачной и махорочной промышленности по изучению вирусных заболеваний табака и махорки и разработке мер борьбы с ними.

1. Проведена идентификация большинства вирусных заболеваний на обеих культурах, выявлены районы и степень их распространения в главнейших зонах табаководства и махорководства, а также наносимый ими ущерб.

2. Для главнейших заболеваний табака установлены источники сохранения и способы распространения инфекции, что обеспечило разработку эффективных мероприятий по борьбе с такими болезнями, как табачная мозаика, белая пестрица и кольцевые пятнистости (ring spot, гравировка). В деле борьбы с заболеваниями, передающимися семенами, особенного внимания заслуживает разработанный группой фитопатологии ВИТИМа термический метод обеззараживания табачных и махорочных семян.

В результате лабораторно-полевых опытов и проверки в производственных условиях для борьбы с вирусными заболеваниями могут быть рекомендованы следующие мероприятия.

а) Проведение всех профилактических мероприятий в рассаднике и при посадке табака: обеззараживание парникового субстрата пропариванием, обеззараживание всех парниковых и посадочных принадлежностей формалином 1:25 при экспозиции в 4 суток, термическое обеззараживание семян, уничтожение всех послеурожайных остатков табака и махорки.

б) Протравливание корней рассады перед посадкой в 1% бордосской жидкости (для Краснодарского края и Абхазии).

в) Введение табака и махорки в севооборот с устранением из него в качестве предшественников других пасленовых культур. Должно быть также устранено соседство с посадками табака и махорки культур, поражаемых огуречной и табачной мозаиками (тыквенные и пасленовые).

г) Удаление табачных бадылей с поля с корнем на тех участках, которые в будущем году намечено занять также под табак.

д) Внесение (наряду с азотными и фосфорными) калийных удобрений для ослабления некрозов на листьях, вызываемых вирусными болезнями.

е) Систематическая борьба с переносчиками вирусных болезней — персиковой тлей и табачным трипсом как в рассадный, так и в полевой периоды.

ж) Удаление с корнем и уничтожение растений, пораженных табачной мозаикой, до начала уборки листьев на всех посадках, где количество их не превышает 1—2%. На участках с большим количеством мозаичных растений организуются выборочные: уборка листьев, вершкование и пасынкование на больных и здоровых растениях.

з) С целью уменьшения потерь, причиняемых порчей листьев с монтарьных (столбурных) растений, уборка, хранение и обработка таких листьев производится отдельно от здоровых.

и) На семенных посадках помимо всех мероприятий по выращиванию здоровых семенников производится выбраковка всех растений, пораженных вирусными болезнями.

Совещание особо отмечает выведение впервые в мире сортов табака, иммунных к табачной мозаике — по всем типам восточных папиросных табаков, имеющих промышленное значение в СССР. При этом доказана возможность включения в комплекс признаков табака иммунитета к табачной мозаике (локализация вируса) от дикого вида Nicotiana glutinosa без снижения количества и качества урожая.

Совещание одобряет основное направление работы, намеченное группой фитопатологии ВИТИМа на 1940—1941 годы, причем первоочередными задачами считает следующие.

1. Выявление источников сохранения и путей распространения вируса мокрого монтаря (столбура).

2. Идентификацию тех вирусов, для которых это еще не сделано (вирус заболевания, сходного со spotted wilt, морщинистая карликовость, два типа заболеваний на махорке).

3. Разработку мероприятий по борьбе с вирозами на махорке.

4. Дальнейшее развертывание работы по междувидовой гибридизации в целях создания форм и сортов табака и махорки с комплексным иммунитетом к ряду вирусных заболеваний, имеющих широкое распространение в Советском Союзе.

Принимая во внимание огромный вред, наносимый вирусами табаководству и махорководству, Совещание подчеркивает важность скорейшего и широкого внедрения в практику уже разработанных и проверенных мероприятий, в частности термического обеззараживания семян. Необходимо также скорейшее испытание и внедрение иммунных к табачной мозаике сортов табака.

V. По докладам о вирусных болезнях томатов

Заслушав доклады тт. В. Э. Понер, Б. И. Сербинова, А. И. Серебрякова, Е. В. Шатовой, Рейдмана, Е. М. Эристави, О. Н. Вертоградовой, а также принимая во внимание тезисы докладов И. К. Корачевского и М. И. Гольдина, Совещание констатирует широкое распространение и большое разнообразие по составу вирусных болезней томатов, приносящих большой ущерб урожаю и консервной промышленности.

В качестве успехов в области изучения вирусных болезней томата должны быть отмечены исследования В. Э. Понер, в которых получены новые доказательства вирусной природы столбура, а также выявление новых для СССР вирусных заболеваний (Эристави, Вертоградова).

Хотя имеющиеся в настоящее время меры борьбы с вирусными болезнями томата еще недостаточно эффективны, все же может быть отмечен целый ряд мероприятий, заслуживающих широкой производственной проверки. К числу таких мероприятий относятся следующие.

1. По борьбе с табачной мозаикой томатов протравливание семян томатов по методу М. И. Гольдина и химическая инактивация вируса (в период высадки рассады) по методу Е. В. Шатовой, а также весь комплекс санитарно-гигиенических мероприятий, включая сюда стерилизацию почвы паром (для парников и оранжерей). При планомерном и строгом проведении всех этих мероприятий, по крайней мере в закрытом грунте, удается почти полностью освободиться от мозаичной болезни томатов.

2. По борьбе со столбуром вся система агромероприятий, направленная к более интенсивному развитию помидорных растений, обеспечивающая получение максимального урожая плодов в первый период плодоношения, т. е. до появления столбура на плантациях (сюда относится применение здоровой рассады, выращенной без загущения в парниках, внедрение ранних сортов, как, например, Бизон и др., и ранняя высадка их). Кроме того, заслуживает внимания как противостолбурная мера загущенная посадка томата, которая может быть применяема только с учетом всех агротехнических условий данного района. Необходимо также обратить внимание на относительно высокую устойчивость к столбуру штамбовых форм томатов, которые заслуживают поэтому более широкого распространения и использования при селекции сортов томатов, устойчивых к столбуру.

Одновременно с этим совещание отмечает, что ряд вопросов, имеющих большое практическое значение, остается или недостаточно освещенным или не освещенным вовсе.

Так, совершенно недостаточно изучен набор вирусов, встречающихся у томатов. Имеются только предварительные сведения по СССР о таких болезнях, как стрик, кустистость верхушки, бронзовость листьев (Spotted wilt) и др., в то время как они детально исследованы иностранными фитопатологами.

Особое внимание должно быть обращено на то, что, несмотря на значительное количество работ по столбуру, до сих пор остался невыясненным способ распространения в природе этого важнейшего заболевания томатов, также не выяснен способ распространения в природе бронзовости листьев, заболевания, только недавно обнаруженного в СССР.

Из этого положения вещей вытекают как актуальнейшие следующие исследовательские задачи.

1. Скорейшая классификация и идентификация вирусных болезней томатов.
2. Выяснение в кратчайший срок способа распространения в природе столбура, а также бронзовости листьев. Работа по выяснению переносчиков столбура должна вестись одновременно во всех пунктах, где изучается это заболевание. Изучение распространения бронзовости листьев следует поручить Грузинской СТАЗРА, впервые описавшей эту болезнь.
3. Необходимо уточнить роль экологических факторов в распространении и развитии столбура томатов и других пасленовых растений.
4. Продолжение разработки иммунно-биологического метода определения пораженности растений столбуром.
5. Разработка системы орошения томатов, обеспечивающей максимальное снижение столбура.
6. Выявление причин устойчивости растений к столбуру.
7. Продолжение опытов по выявлению видового состава растений, поражаемых столбуром, а также условий и способов перезимовки и распространения вируса столбура.
8. Дальнейшее уточнение агротехнических нормативов рационального построения севооборота и размещения культур в севообороте с таким расчетом, чтобы была полностью устранена опасность заражения томатов вирусами с других пасленовых и тыквенных растений.

Редактор *Н. И. Малаховский* Техн. редактор *Ф. С. Сорина*
Корректор *Л. П. Боткина*

Сдано в набор 28/VIII 1940 г. Подписано к печати 18/XI 1940 г. тип. зн. в 1 печ. л. 59.000
Учетно-авторск. 15,2; учетно-издат. 15,9; печ. л. 11. Формат бум. $70 \times 108^{1}/_{16}$.
А32337 Тираж 2350. АНИ № 1978 Зак. № 1189

18-я типография треста «Полиграфкнига», Москва, Шубинский пер., 10

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Ботаника

Т. В. Щепкина. Описание эндопаразитов хлопковых волокон 643

Генетика

М. Л. Бельговский, В. С. Кирпичников и А. А. Прокофьева-Бельговская. Дифференциация клетки и хромосомная теория наследственности 662

В. П. Эфроимсон. Измерение скорости мутационного процесса у тутового шелкопряда 688

Л. П. Бреславец. Методика распознавания полиплоидных растений на различных стадиях развития 706

Зоология

А. А. Клыков. Материалы по биологии сельди-черноспинки 717

И. И. Казанова. Количественное распределение молоди воблы и леща в предустьевом пространстве Волги 741

И. В. Кожанчиков. Влияние экологических факторов на развитие и изменчивость чешуекрылых 761

Физиология растений

А. А. Дробков. Влияние радиоактивных элементов на урожай растений 783

А. Я. Кузьмин. Воспитание сеянцев винограда 802

Резолюции, принятые на Совещании по вирусным болезням растений, созванном Биологическим отделением АН СССР и Институтом микробиологии АН СССР . . . 810

SOMMAIRE

Page

Botanique

T. V. Ščepkina. Description of internal microflora (endoparasites) of the cotton fibre 659

Génétique

M. L. Belgovsky, V. S. Kirpichnikov and A. A. Prokofyeva-Belgovskaya. Organization of the cell and the chromosome theory of heredity 687

V. P. Efroimson. Determination of the mutation rate in the silkworm. 705

L. P. Breslavez. Methods of detecting polyploid plants at different stages of development 715

Zoologie

A. A. Klykov. Some data concerning the biology of the black-backed herring 739

I. I. Kazanova. Quantitative distribution of the young of fishes in the North part of Caspian Sea 759

J. W. Kozhantschikov. Influence of ecological factors on development and variability of Lepidoptera 781

Physiologie des plantes

A. A. Drobkov. Influence of radioactive elements on the yield of plants 801

A. J. Kuzmin. «Training» of grape seedlings 809

Conference on Plant Virus Diseases . . 810

Цена 9 руб.

ОТКРЫТА ПОДПИСКА

НА ЖУРНАЛЫ ИЗДАТЕЛЬСТВА АКАДЕМИИ НАУК СССР

НА 1941 ГОД

НАИМЕНОВАНИЕ ЖУРНАЛОВ	Количество №№ в год	Подписная цена	
		12 мес.	6 мес.
Автоматика и телемеханика	6	48—	24—
Acta physicochimica	12	108—	54—
Астрономический журнал	6	36—	18—
Биохимия	6	48—	24—
Ботанический журнал	6	36—	18—
Вестник Академии Наук	12	60—	30—
Доклады Академии Наук на русск. яз.	36	180—	90—
Доклады Академии Наук на иностр. яз.	36	180—	90—
Журнал общей биологии	4	32—	16—
Журнал общей химии	24	144—	72—
Journal of Physics	12	72—	36—
Журнал прикладной химии	12	96—	48—
Журнал технической физики	24	144—	72—
Журнал экспериментальной и теоретической физики	12	96—	48—
Журнал физической химии	12	108—	54—
Записки Всероссийского минералогического общества	4	36—	18—
Зоологический журнал	6	48—	24—
Известия Академии Наук, серия биологическая	6	54—	27—
Известия Всесоюзного географического общества	6	48—	24—
Известия Академии Наук, серия географическая и геофизическая	6	48—	24—
Известия Академии Наук, серия геологическая	6	48—	24—
Известия Академии Наук, серия математическая	6	36—	18—
Известия Академии Наук, Отделение технических наук	10	80—	40—
Известия Академии Наук, Отделение литературы и языка	6	54—	27—
Известия Академии Наук, Отделение химических наук	6	48—	24—
Известия Академии Наук, серия физическая	4	32—	16—
Математический сборник	6	54—	27—
Микробиология	10	80—	40—
Наука и жизнь	12	36—	18—
Прикладная математика и механика	6	48—	24—
Природа	12	54—	27—
Почвоведение	12	96—	48—
Советская ботаника	6	48—	24—
Физико-математический реферативный журнал	12	96—	48—
Химический реферативный журнал	12	96—	48—
Журналов филиалов Академии Наук СССР			
Известия Азербайджанского филиала Академии Наук СССР, на русск. яз.	6	30—	15—
Известия Узбекистанского филиала Академии Наук СССР, на русск. яз.	12	30—	15—

ПОДПИСКУ и ДЕНЬГИ НАПРАВЛЯТЬ по адресу: Москва, 12, Большой Черкасский пер., 2, «Академкнига».

ЗАКАЗЫ ПРИНИМАЮТСЯ также доверенными конторы «Академкнига», отделениями «Союзпечати», повсеместно на почте и магазинами КОГИЗа.